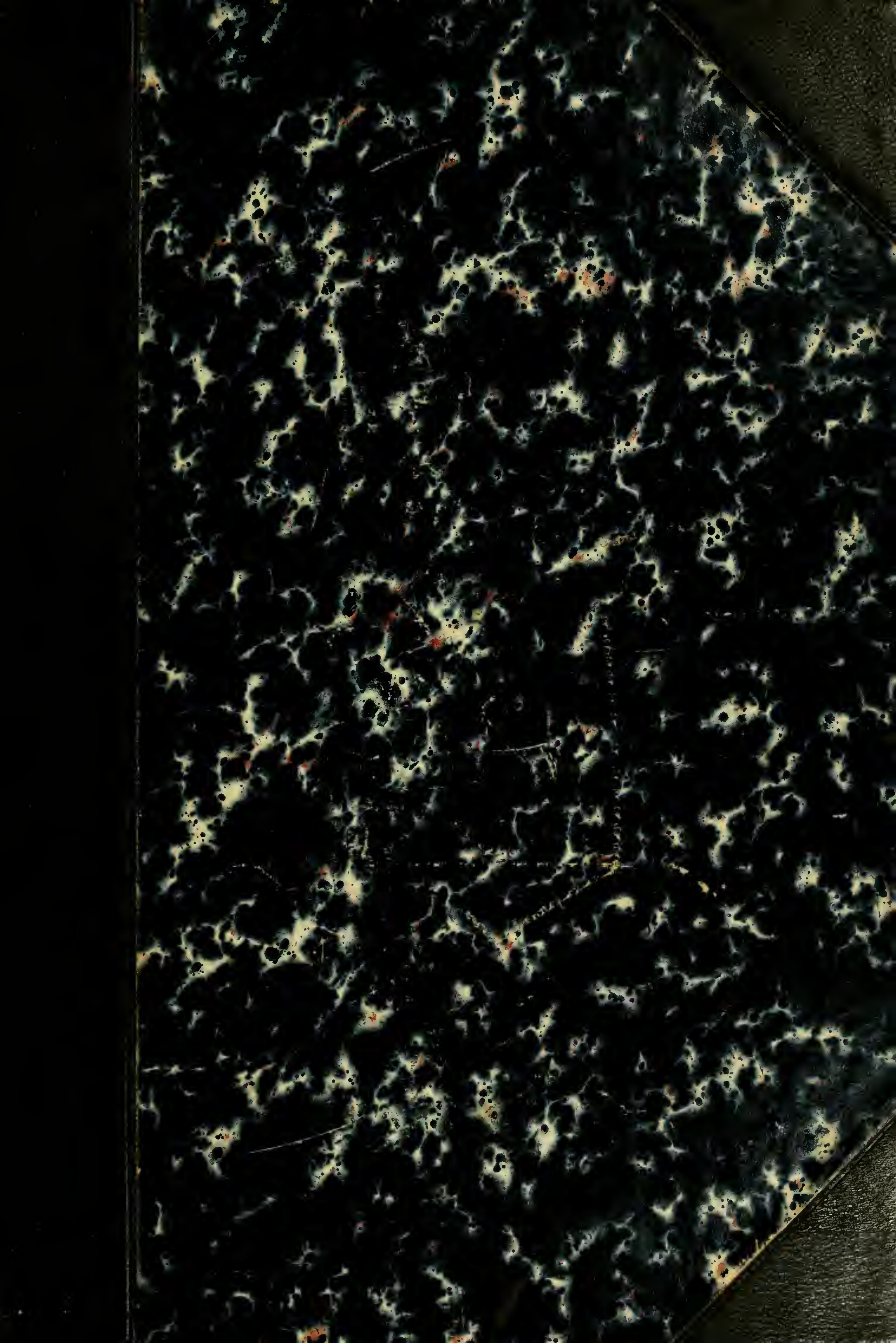


LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVII

1er FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1911

F-02
12

1966

Quelques propriétés de la substance lysinogène des hématies

PAR

le Dr Oscar DE MEES.

(Travail du Laboratoire de Chimie Biologique a l'Institut Carnoy.
Directeur : M. le Professeur M. Ide.)

(Mémoire déposé le 18 mars 1910.)

Quelques propriétés de la substance lysinogène des hématies.

INTRODUCTION [1].

La détermination des principales propriétés et de la nature de la substance lysinogène reste toujours un des problèmes les plus importants dans l'étude de l'hémolyse.

Les premiers auteurs qui se sont occupés de la question croyaient que l'antigène dans l'hémolyse pouvait être une substance albuminoïde ou protéide (Nolf, Leblanc).

Ide crut aussi un moment que le véritable réceptor dans l'hémolyse était l'hémoglobine. Dans un travail antérieur [2], nous avons démontré que l'hémoglobine est absolument distincte du réceptor hémolysinogène, puisque l'antihémoglobine ne fait que précipiter l'hémoglobine.

Plus récemment plusieurs auteurs, Forsmann et Bang, Dantwitz et Landsteiner, Ehrlich et d'autres, crurent que le réceptor hémolysinogène pourrait se ranger parmi les substances lipoïdes. Cette opinion s'appuie sur ce fait que l'extrait éthéré brut de globules rouges contient le lysinogène. Sans vouloir faire un travail critique sur les résultats obtenus par Bang et Forsmann, nous tenons pourtant à résumer ici quelques remarques qui résultent d'observations faites au cours de nos expériences.

1° Un extrait éthéré brut renferme toujours toutes les substances solubles dans l'eau, puisque l'éther retient toujours une certaine quantité d'eau. Cette eau entraînée par l'éther renferme toutes les substances solubles dans l'eau. Or, d'après les auteurs eux-mêmes, quand on reprend l'extrait éthéré par l'éther sec, il ne renferme plus la substance lysinogène.

2° S'il est vrai que le réceptor lysinogène se trouve en partie dans l'extrait éthéré brut, il se trouve en quantité plus notable dans le liquide restant.

3° Quand on compare le pouvoir lysinogène de l'extrait éthéré, du liquide restant et du sang comme tel, on voit que le simple fait de mélan-

---

(1) Historique dans « *Hémolyse et antihémoglobine* », La Cellule, t. XXIV, — et dans Nolf : « *Article Hémolyse* », Dictionnaire Richet, 1908.

(2) Demees : La Cellule, t. 24, f. 2.

ger du sang avec de l'éther amène une destruction notable du pouvoir lysinogène.

Ainsi nous avons fait à trois lapins les injections suivantes :

Au premier : 5 cm³ de sang de bœuf.

Au second : l'extrait éthéré correspondant à 5 cm³ sang de bœuf, repris dans de l'eau physiologique.

Au troisième : le résidu de 5 cm³ de sang dépouillé des produits solubles dans l'éther.

Le sérum du premier lapin était très hémolytique, le second n'était pas plus hémolytique qu'un sérum normal, le troisième était légèrement hémolytique.

4° Les substances qui se laissent extraire par l'éther sont en quantité si minime qu'un demi-litre de sang traité par plusieurs litres d'éther ne donne après évaporation que quelques gouttes d'une graisse jaunâtre.

5° La quantité d'extrait éthéré injectée à un lapin pour obtenir des hémolysines correspond à 50 ou 100 cm³ de sang en moyenne [1]. Or, quand on considère qu'une seule injection de $\frac{1}{2}$ à 1 cm³ de gl. r. comme tels à un lapin donne souvent un sérum très hémolytique, il faut bien conclure que ce sont là des quantités qui correspondent à des doses excessives de sang, plusieurs fois mortelles. Aussi les auteurs qui étudient cette question des lipoïdes dans l'hémolyse emploient toujours des quantités énormes de sang (1 litre et plus) pour faire leurs extraits éthérés.

Au cours des expériences que nous avons faites ces deux dernières années, nous avons pu enregistrer quelques faits intéressants venant apporter un rayon de lumière dans la question si intéressante de la nature de l'antigène de l'hémolyse.

Mode d'expérimentalton.

Toutes nos expériences ont été faites avec les hématies de bœuf, le lapin servant de producteur de l'hémolysine.

Les globules rouges de bœuf furent toujours libérés du sérum de bœuf défibriné par centrifugation et par des lavages répétés 3 ou 4 fois à l'eau physiologique jusqu'à ce que nous ne trouvons plus de trace d'albumine dans l'eau physiologique baignant les globules rouges. Nous les faisons éclater dans de l'eau distillée à laquelle nous ajoutons une goutte ou deux d'éther sulfurique.

---

(1) Cfr. Bang et Forsmann : *Beiträge Hofmeister*, Bd. VIII, p. 244.

EXPÉRIENCES PERSONNELLES.

CHAPITRE I.

L'hémolysinogène est une substance chimique définie; elle ne dialyse pas.

Quand on injecte à des lapins une certaine quantité de globules rouges de bœuf, à d'autres lapins la même quantité de globules rouges *détruits*, et à une troisième série de lapins la même quantité de globules rouges *détruits et dialysés*, on constate que la quantité d'hémolysine existant dans le sang des lapins est sensiblement la même dans les trois expériences. On a soin de faire les expériences dans les mêmes conditions, c'est-à-dire qu'on prend des lapins d'un poids approximativement égal, qu'on les injecte et qu'on les saigne les mêmes jours.

Cela permet de conclure que la formation de l'anticorps ne dépend pas de la destruction *in vivo* des globules rouges, mais dépend uniquement de l'injection d'une substance définie mise en liberté par la destruction du globule rouge. De plus cette substance n'est pas dialysable.

Expérience :

Nous avons pris 3 lapins du poids de 1,5 kilogramme :

Au premier : nous fîmes 2 injections, à 8 jours d'intervalle, de 5 cm^3 de globules rouges de bœuf lavés : Lapin A.

Au second : 2 injections de 5 cm^3 de globules rouges détruits : Lapin B.

Au troisième : 2 injections de 5 cm^3 de globules rouges détruits et dialysés pendant 12 heures : Lapin C.

Les 3 lapins furent saignés 8 jours après la dernière injection.

Nous avons fait alors les mélanges suivants :

	a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)
Quantité de sérum =	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{20}$ cm^3	$\frac{1}{50}$ cm^3	$\frac{1}{100}$ cm^3	$\frac{1}{200}$ cm^3	$\frac{1}{500}$ cm^3	0
Globules rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3
Eau physiologique q. s. =	—	—	—	—	—	—	—
Résultats après 24 heures							
Sérum Lapin A =	Hémolyse complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0
» Lapin B =	id	id.	id.	id.	id.	id.	0
» Lapin C =	id.	id.	id	id.	id.	id.	0

Donc le sérum des 3 lapins renfermait la même quantité d'hémolysines. Les trois sérums étaient aussi très agglutinants. Nous devons faire remarquer que l'expérience serait encore concluante si les résultats n'étaient pas si identiquement égaux. On sait en effet que le pouvoir réactionnel peut varier d'un lapin à l'autre.

Des résultats analogues ont été publiés depuis que nous avons fait ces expériences, nous n'y insistons pas.

CHAPITRE II.

Comment se comporte la substance lysinogène vis-à-vis des concentrations des sels neutres.

Quand dans une solution de globules rouges (Gl. R. détruits par l'eau distillée plus une goutte d'éther) on précipite les albumines par diverses concentrations de sulfate ammonique et qu'on injecte les précipités dialysés et redissous à des lapins, tous les sérums obtenus sont hémolytiques.

Ainsi nous avons pris 20 cm^3 de globules rouges de bœuf bien lavés dans du sérum physiologique de façon à écarter toute trace de sérum.

Ces globules rouges ainsi purifiés sont détruits par 50 cm^3 d'eau distillée.

Puis nous ajoutons du sulfate ammonique :

1° D'abord jusqu'à concentration de 33 °/₀ de la saturation, densité = 1090, un *léger précipité* se forme. Nous centrifugeons et nous décantons.

Le léger précipité centrifugé est dialysé et injecté au lapin A.

2° Au liquide décanté nous ajoutons Am_2SO_4 jusqu'à concentration de 50 °/₀ de la saturation, densité = 1140. A la demi-saturation toutes les pseudo-globulines se précipitent. Il se forme donc de nouveau un léger précipité qui est centrifugé et soigneusement décanté. Après dialyse nous l'injectons au lapin B.

Le liquide décanté est divisé en deux parties égales :

A la première nous ajoutons Am_2SO_4 jusqu'à saturation complète, densité = 1280. Alors toutes les albumines sont précipitées avec l'hémoglobine en un volumineux précipité. Le précipité et le filtrat sont injectés après dialyse respectivement aux lapins C et D.

L'autre moitié est divisée en deux parties égales, ce qui équivaut à

prendre le $\frac{1}{4}$ du filtrat restant après avoir écarté le précipité de pseudo-globulines à $\frac{1}{2}$ saturation de Am_2SO_4.

Après dialyse il est injecté au lapin E.

Les cinq lapins furent saignés 8 jours après. Voici le pouvoir hémolytique des différents sérums obtenus :

Expérience :

Nous avons fait les mélanges suivants :

	a)	*b)*	*c)*	*d)*	*e)*	*f)*	*g)*	*h)*
Quantités de sérum de lapin =	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{20}$ cm³	$\frac{1}{50}$ cm³	$\frac{1}{100}$ cm³	$\frac{1}{200}$ cm³	$\frac{1}{500}$ cm³	$\frac{1}{1000}$ cm³	0 cm³
Glob. rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
Eau physiologique q. s. =	—	—	—	—	—	—	—	—
Hémolyse après 24 heures :								
1° Sérum Lapin A =	complète (agglutination)	complète (agglutination)	complète (agglutination)	incomplète	traces	0	0	0
2° » Lapin B =	complète	complète	complète	incomplète	traces	0	0	0
3° » Lapin C =	complète	complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0
4° » Lapin D =	incomplète	traces	0	0	0	0	0	0
5° » Lapin E =	complète	complète	complète	complète	presque complète	incomplète		

Nous voyons donc que le léger précipité formé à la concentration de 33 % de la saturation par Am_2SO_4 donne un sérum hémolysant complètement jusqu'à $\frac{1}{50}$ cm³ (= lapin A). Le précipité obtenu dans le filtrat par concentration de 50 % de Am_2SO_4 donne un sérum ayant le même pouvoir hémolytique que le premier (= lapin B). Le précipité obtenu par la saturation complète de Am_2SO_4 dans la moitié du filtrat précédent fournit un sérum donnant encore des traces d'hémolyse pour une dilution au $\frac{1}{1000}$ (= lapin C).

Le filtrat de ce précipité ne donne que des traces d'hémolysine pour $\frac{1}{10}$ et $\frac{1}{20}$ de cm³ de sérum (= lapin D).

Le $\frac{1}{4}$ du filtrat restant après le précipité à $\frac{1}{2}$ saturation de sulfate ammonique donne un sérum qui hémolyse complètement jusqu'au $\frac{1}{200}$ (= lapin E).

En faisant cette expérience, nous avons voulu voir simplement comment se comporte la substance hémolysinogène vis-à-vis des diverses concentrations de Am_2SO_4.

Nous voyons clairement que la substance lysinogène se trouve en partie dans le précipité à 33 °/₀, en partie à 50 °/₀ et en partie à saturation.

Le sérum du lapin A est surtout agglutinant, parce que le premier précipité a entraîné la plus grande partie des membranes insolubles des hématies.

Nous avons aussi précipité d'emblée toutes les pseudo-globulines à la demi-saturation de Am_2SO_4 sans passer d'abord par le précipité à 33 °/₀. On obtient alors un sérum agglutinant en injectant les pseudo-globulines précipitées à demi-saturation.

Ces résultats permettent de conclure *que la substance hémolysinogène n'est pas spécialement influencée par une concentration de* Am_2SO_4 à 33 ou à 50 °/₀. Elle est pour ainsi dire complètement entraînée avec l'hémoglobine dans le précipité formé par Am_2SO_4 à saturation.

On pourrait se demander si le pouvoir hémolytique des précipités à 33 °/₀ et à 50 °/₀ ne dépend pas de la solution mère retenue entre les particules. Cette objection est légitime, mais en voulant l'écarter, on tombe dans un autre défaut, car on ne peut pas écarter la solution mère par des redissolutions et reprécipitations successives : nous dirons déjà par anticipation que la substance est trop labile et est détruite par les diverses manipulations. D'autres expériences devront nous prouver qu'il s'agit ici d'un entraînement du lysinogène par le précipité qui se forme au sein d'une solution et non de la précipitation du lysinogène lui-même.

C'est grâce à la fragilité avec laquelle la substance lysinogène se détruit que nous avons pu obtenir dans des recherches antérieures (¹) des solutions d'hémoglobine ne renfermant plus de récéptors lysinogènes.

(¹) *Hémolyse et antihémoglobine*; La Cellule, t. XXIV.

CHAPITRE III.

La substance hémolysinogène est entraînée par les précipités d'albumines.

La question se posait alors de savoir si l'antigène était, oui ou non, entraîné par des précipités qui se forment au sein de la solution. Nous avons fait d'abord des précipitations d'albumines étrangères mélangées à la solution de globules rouges détruits et en particulier des précipitations de pseudo-globulines de sérum de cheval et de blanc d'œuf mélangés préalablement à une solution de globules rouges de bœuf.

A. *Précipité de pseudo-globulines de sérum de cheval.*

Cinq grammes de pseudo-globulines de sérum de cheval se mélangent parfaitement à une solution de 20 cm^3 de globules rouges de bœuf préalablement libérée de ses pseudo-globulines par un premier traitement au Am_2SO_4.

En mettant ce mélange à la demi-saturation de Am_2SO_4, on obtient un fort précipité.

Nous avons dialysé ce précipité pris tel quel et, après avoir rendu la solution isotonique, nous l'avons injectée à un lapin. Le sang de ce lapin était très riche en hémolysines et détruisait complètement les globules rouges de vache jusqu'à une dilution de $\frac{1}{500}$.

B. *Précipité de pseudo-globulines de blanc d'œuf.*

Nous avons additionné de la même façon 10 cm^3 de blanc d'œuf à la solution de 20 cm^3 de globules rouges de bœuf. Les pseudo-globulines livrées par le blanc d'œuf sont précipitées par Am_2SO_4 à demi-saturation. Le précipité formé n'est pas volumineux. Injecté à un lapin, il donne lieu à un sérum qui hémolyse complètement jusqu'à une dilution de $\frac{1}{200}$.

Nous reproduisons ici une expérience faite en ce sens, qui répétée dans la suite a encore donné des résultats équivalents.

A un premier lapin (A) nous injectons le précipité formé par Am_2SO_4 à demi-saturation au sein d'un mélange de 20 cm^3 de globules rouges de bœuf détruits + 5 gr. de pseudo-globulines de sérum de cheval.

Au lapin B nous injectons le précipité formé dans un mélange de 20 cm^3 de globules rouges de bœuf détruits + 10 gr. de blanc d'œuf.

Au lapin C (témoin) nous injectons le précipité formé au sein de la solution de 20 cm^3 de globules rouges détruits.

Nous saignons les lapins 8 jours après l'injection.

Expérience :

	a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)
Quantités de sérum de lapin =	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{20}$ cm^3	$\frac{1}{50}$ cm^3	$\frac{1}{100}$ cm^3	$\frac{1}{200}$ cm^3	$\frac{1}{500}$ cm^3	$\frac{1}{1000}$ cm^3	0 cm^3
Glob. rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3	$\frac{1}{10}$ cm^3
Eau physiologique q. s. =	—	—	—	—	—	—	—	—
Hémolyse après 24 heures :								
Sérum lapin A =	complète	complète	complète	complète	complète	complète	traces	o
» lapin B =	complète	complète	complète	complète	presque complète	traces	o	o
» lapin C =	complète	complète	complète	complète	traces			o

Le lapin A a reçu en injection le précipité le plus volumineux, formé de pseudo-globulines de cheval. Son sérum est le plus hémolytique.

Le lapin B a reçu le précipité moyen, formé de pseudo-globulines de blanc d'œuf. Aussi il est moins hémolytique que le sérum du lapin A, mais plus hémolytique que le sérum du lapin C, qui n'a reçu que le léger précipité formé par les pseudo-globulines des globules rouges.

Remarques : 1° On peut purifier notablement le précipité de pseudo-globulines en le lavant avec une solution de Am_2SO_4 à demi-saturation.

2° En purifiant le précipité de pseudo-globulines de cheval par des redissolutions et reprécipitations successives à la $\frac{1}{2}$ saturation de Am_2SO_4, pour écarter les restes d'hémoglobine, on obtient encore un sérum hémolytique chez le lapin injecté, mais *beaucoup* moins fort que le sérum du lapin A.

Conclusion.

Tous ces faits peuvent s'expliquer si on suppose que l'antigène est entraîné par l'albumine qui se précipite au sein de la solution.

D'ailleurs nous avons pu démontrer que cet entraînement de l'antigène par le précipité est proportionnel à la quantité de précipité formé au sein d'une même solution.

Ainsi nous avons fait différents mélanges en prenant toujours la même quantité de globules rouges détruits et en y ajoutant des quantités croissantes de pseudo-globulines de sérum de cheval. Nous avons mis tous les mélanges à la $\frac{1}{2}$ saturation de Am_2SO_4. Les précipités formés, de plus en plus volumineux, injectés à des lapins donnèrent des sérums de plus en plus hémolytiques. Tous ces faits ne s'expliquent que si on admet que le précipité d'albumine qui se forme au sein de la solution entraîne l'antigène. La quantité de solution mère retenue entre les particules du précipité est trop minime pour expliquer cette différence.

CHAPITRE IV.

La substance hémolysinogène se fixe sur les précipités inorganiques formés au sein de la solution.

On pourrait se demander si cette propriété d'entrainer l'antigène appartient en propre oui ou non au précipité d'albumine. Nous avons fait alors une série de précipités de substances inorganiques dans des solutions de globules rouges détruits. Dans toutes les expériences, le réceptor lysinogène était entraîné par le précipité et cela proportionnellement à la quantité de précipité en présence.

De prime abord nous avons fait des précipités de $Ca_3(PO_4)_2$ en mélangeant $CaCl_2 + Na_2HPO_4$ dans une solution de globules rouges de bœuf. Ce précipité est coloré par l'hémoglobine retenue mécaniquement entre les particules solides, mais il jouit de la propriété de se laisser laver et par des lavages et centrifugations successives il perd complètement sa coloration rouge. *Ce précipité ainsi lavé et injecté à des lapins donne naissance à un sérum fort hémolytique pour les globules rouges de bœuf.*

Expérience :

10 cm_3 de globules rouges de bœuf détruits + (Chlorure de calcium + phosphate de soude) donnent un précipité à grumeaux fins.

Ce précipité se décolore parfaitement par quatre lavages.

Il fut divisé en deux parties égales. Chacune d'elles fut injectée à un lapin.

Le sérum de chaque lapin hémolysait jusqu'à $\frac{1}{200}$ de cm^3. Ajoutons que nous avons contrôlé l'influence du $Ca_3(PO_4)_2$ en l'injectant comme tel à des lapins. Leurs sérums n'étaient pas hémolytiques.

Nous avons pu nous rendre compte aussi que l'hémolysine qu'on obtient par l'injection des substances entrainées par $Ca_3(PO_4)_2$ est un vrai amboceptor, thermostable à 58° et qui n'agit qu'avec le concours de l'alexine; elle est *spécifique* pour les globules rouges du bœuf.

Pour le précipité de $Ca_3(PO_4)_2$ la quantité d'hémolysinogène entraîné dans une solution donnée de globules rouges est proportionnelle à la quantité de précipité formé. Nous avons constaté antérieurement le même fait pour les précipités d'albumine.

Pourtant nous avons constaté que dans les meilleures conditions on peut entraîner à chaque précipitation la moitié des réceptors contenus dans la solution de globules rouges; l'autre moitié reste dans le filtrat.

Preuve indirecte :

On peut former 4 ou 5 précipités successifs dans une solution de globules rouges en écartant toujours le précipité. Alors on voit disparaître pour ainsi dire complètement le pouvoir lysinogène du filtrat. C'est la preuve indirecte de la fixation du réceptor lysinogène sur les précipités de $Ca_3(PO_4)_2$.

Expérience :

Nous prenons 10 cm^3 de globules rouges lavés et détruits par 20 gr. d'eau distillée.

Nous formons au sein de la solution un précipité de phosphate tricalcique. Ce précipité soigneusement décanté est injecté, après des lavages répétés, à un lapin = lapin A.

Dans le liquide décanté qui renferme encore une grande quantité des réceptors lysinogènes, nous formons quatre précipités successifs de $Ca_3(PO_4)_2$ en recueillant chaque fois le précipité. Nous injectons alors le filtrat à un lapin (= lapin B).

Nous saignons les deux lapins après 8 jours.

Comparaison entre le pouvoir hémolytique des deux sérums.

		a)	*b)*	*c)*	*d)*	*e)*	*f)*	*g)*	*h)*
1°	Sérum lapin A	$= \frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{20}$ cm³	$\frac{1}{50}$ cm³	$\frac{1}{100}$ cm³	$\frac{1}{200}$ cm³	$\frac{1}{500}$ cm³	$\frac{1}{1000}$ cm³	0
	Globules rouges au $\frac{1}{10}$	$= \frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
	Eau physiologique q. s.	= —	—	—	—	—	—	—	—
	Hémolyse après 24 heures	= complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0	0

		a)	*b)*	*c)*	*d)*	*e)*	*f)*	*g)*	*h)*
2°	Sérum lapin B	$= \frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{20}$ cm³	$\frac{1}{50}$ cm³	$\frac{1}{100}$ cm³	$\frac{1}{200}$ cm³	$\frac{1}{500}$ cm³	$\frac{1}{1000}$ cm³	0
	Globules rouges au $\frac{1}{10}$	$= \frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
	Eau physiologique q. s.	= —	—	—	—	—	—	—	—
	Hémolyse après 24 heures	= complète	incomplète	traces	0	0	0	0	0

Nous voyons donc clairement que la substance lysinogène se fixe en quantité notable sur le précipité de $Ca_3(PO_4)_2$.

Le filtrat après quatre précipitations successives ne renferme presque plus de substance hémolysinogène.

Cette propriété d'entrainer le réceptor n'appartient pas en propre au précipité $Ca_3(PO_4)_2$, mais appartient à tous les précipités inorganiques qui se forment dans une solution renfermant des réceptors.

Ainsi nous avons fait des précipitations de $BaCO_3$, de $PbCO_3$, de $ZnCO_3$.

Seulement tous ces précipités ne se laissent pas manier aussi facilement que le $Ca_3(PO_4)_2$.

Ainsi le $ZnCO_3$ fixe vivement l'hémoglobine, tellement qu'il devient impossible d'écarter l'hémoglobine par le lavage. Les sels de Pb sont trop toxiques pour le lapin pour pouvoir être injectés en quantité notable.

Pour les expériences ultérieures, nous ne nous sommes plus servi que du précipité $Ca_3(PO_4)_2$.

Nous faisons pourtant remarquer que le précipité de $Ca_3(PO_4)_2$, tout en se laissant bien laver, n'abandonne pas tout et qu'il reste des traces à peine perceptibles d'albumines. Ainsi quand on le dissout avec un acide faible

comme l'acide citrique et qu'on recherche l'albumine dans la solution par les différentes réactions chimiques qui la caractérisent, il faut en venir au réactif de MILLON pour voir apparaître un léger flocon à peine perceptible coloré en rouge; de même le réactif de ESBACH donne un léger flocon jaune.

Stabilité de cette fixation du réceptor sur le précipité :

Quand on laisse le précipité bien lavé en contact pendant 1-2 jours avec le liquide de lavage, on voit que la grande masse des réceptors reste fixée sur le précipité; on n'en trouve que des traces dans l'eau qui baigne le précipité.

Après quelques jours le pouvoir lysinogène du précipité diminue progressivement pour disparaître complètement après une quinzaine de jours. FORSMANN et BANG sont arrivés à la même conclusion : leur extrait éthéré riche en substance lysinogène devient dans certaines circonstances absolument inactif après quelques jours. Parfois ils ont pu le conserver pendant $\frac{1}{2}$ année dans l'éther [1]. Donc la substance lysinogène ne se conserve pas à l'air libre, sa disparition est favorisée par une température élevée (20 à 30 degrés). Le froid la retarde. Nous ne savons pas si la destruction est due aux microbes.

Cette fragilité de la molécule de la substance lysinogène est encore mise en évidence par ce fait qu'il suffit de précipiter et de redissoudre un certain nombre de fois les albumines de la solution de globules rouges par Am_2SO_4 à saturation, pour voir diminuer manifestement le pouvoir lysinogène de la solution.

CHAPITRE V.

Action de la chaleur sur la substance hémolysinogène.

Nous avons utilisé ici deux moyens d'expérimentation se complétant l'un l'autre :

α) D'abord en injectant le lysinogène à des lapins et en observant la formation de la lysine;

β) Puis en mettant le précipité $Ca_3(PO_4)_2$ chargé de lysinogène en contact avec une hémolysine : il absorbe cette hémolysine et rend le mélange hémolysant inactif.

---

[1] Cfr. FORSMANN et BANG : *Beitrage zur chemischen Physiologie und Pathologie* (*Hofmeister*), Bd VIII, p. 267.

L'expérience suivante est tout à fait probante sous ce rapport. Nous disposons d'un sérum de lapin fort hémolytique pour les globules rouges de bœuf. Nous précipitons $Ca_3(PO_4)_2$ au sein d'une solution de globules rouges détruits; puis nous formons aussi un précipité de $Ca_3(PO_4)_2$ dans de l'eau distillée, qui servira de témoin.

Nous faisons les trois mélanges suivants.

a)	*b*)	*c*) (témoin)
Sérum hémolytique $= \frac{1}{4}$ cm³	Sérum hémolytique $= \frac{1}{4}$ cm³	Sérum hémolytique $= \frac{1}{4}$ cm³
Globules rouges au $\frac{1}{10} = \frac{3}{10}$ cm³	Globules rouges au $\frac{1}{10} = \frac{3}{10}$ cm³	Globules rouges au $\frac{1}{10} = \frac{3}{10}$ cm³
Eau physiologique = 1 cm³	Précipité calcique ayant fixé le réceptor $= \frac{1}{2}$ cm³	Précipité calcique simple en suspension dans eau physiologique = 1 cm³
	Eau physiologique $= \frac{1}{2}$ cm³	
Hémolyse après 24 *h.* = complète (après 1 h.)	0	complète (déjà après 1 heure)

Nous voyons donc clairement que la substance lysinogène, bien que fixée sur le précipité, agit comme réceptor et exerce une action inhibitive sur un mélange hémolytique.

Il nous a été facile de contrôler ainsi la destruction du réceptor hémolysinogène par la chaleur, en ajoutant des précipités, chauffés à différents degrés de température, à des mélanges hémolysants.

Expérience :

Nous avons un sérum de lapin fort hémolytique pour les globules rouges de bœuf.

Ce sérum est chauffé à 58° pendant $\frac{1}{2}$ heure (destruction des alexines).

Nous disposons aussi d'un sérum de cobaye normal (= alexines).

Nous faisons le mélange suivant : sérum hémolytique chauffé + globules rouges de bœuf. A ce mélange nous ajoutons une certaine quantité de précipité de $Ca_3(PO_4)_2$ sur lequel est fixé le réceptor, et dosée de façon à ce qu'elle neutralise exactement l'anticorps en présence. Ces précipités sont chauffés à différents degrés de température, puis nous les ajoutons aux mélanges anticorps + globules rouges et nous ajoutons les alexines

(sérum de cobaye). Aussi longtemps que le réceptor fixé sur le précipité $Ca_3(PO_4)_2$ n'est pas détruit, il exerce son action inhibitive sur le mélange hémolytique et le liquide reste clair.

Si le réceptor est détruit, l'action inhibitive ne peut plus se manifester et l'hémolyse se produit.

Nous avons fait ainsi les mélanges suivants :

	a)	*b)*	*c)*	*d)*	*e)*	*f)*	*g)*	*h)*
Sérum hémolytique chauffé à 58° centigrades =	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³
Glob. rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³
$\frac{1}{4}$ cm³ Précipité $Ca_3(PO_4)_2$ ou réceptor chauffé pendant 10' à	100°	94°	90°	88°	86°	84°	82°	80°
Sérum cobaye (alexines) =	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
Eau physiologique =	1 cm³	1	1	1	1	1	1	1
Hémolyse après 24 *heures* =	complète	complète	complète	complète	complète	complète	presque complète	incomplète

	i)	*j)*	*k)*	*l)*	*m)*	*n)*	*o)*
Sérum hémolytique chauffé à 58° centigrades =	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³
Glob. rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{4}$ cm³
$\frac{1}{4}$ cm³ Précipité $Ca_3(PO_4)_2$ ou réceptor chauffé à =	78°	76°	74°	72°	70°	68°	0°
Sérum cobaye (alexines) =	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
Eau physiologique =	1 cm³	1	1	1	1	1	1
Hémolyse après 24 *heures* =	traces	0	0	0	0	0	0

Témoins :

1°	2°	3°
Gl. R. de bœuf au $\frac{1}{10}$ = $\frac{1}{4}$ cm³	Glob. rouges au $\frac{1}{10}$ = $\frac{1}{4}$ cm³	Glob. rouges au $\frac{1}{10}$ = $\frac{1}{4}$ cm³
Alexines (cobaye) = $\frac{1}{10}$ cm³	Eau physiologique = 1 cm³	Précipité de $Ca_3(PO_4)_2$ ayant fixé le réceptor = $\frac{1}{4}$ cm³
Hémolyse après 24 *h.* = 0	0	0

Conclusion :

Cette expérience démontre clairement que le réceptor hémolysinogène n'exerce plus son action inhibitive sur un mélange hémolysant, pour une température de 80 degrés centigrades en moyenne, agissant durant 10 minutes. Il est toujours détruit à 82°, mais dans certaines expériences nous avons pu observer une destruction partielle déjà à partir de 78 degrés.

Ces résultats se confirment d'ailleurs entièrement en injectant des précipités chauffés à des lapins et en étudiant la richesse en hémolysines des sérums obtenus.

Expérience :

Nous disposons de 6 lapins.

Nous précipitons le réceptor hémolytique dans une solution de 30 cm³ de globules rouges de bœuf détruits. Le précipité de $Ca_3(PO_4)_2$ est divisé en 6 parties égales qui sont chauffées respectivement à 84° — 80° — 78° — 74° — 70 degrés centigrades; une partie reste comme témoin.

Chacun des 6 précipités ainsi traités fut injecté à un lapin. Les lapins saignés 8 jours après l'injection donnèrent des sérums dont voici le pouvoir hémolytique :

Mélanges :

	a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)
Quantités de sérum de lapin =	$\frac{1}{4}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{20}$ cm³	$\frac{1}{50}$ cm³	$\frac{1}{100}$ cm³	$\frac{1}{200}$ cm³	$\frac{1}{500}$ cm³	0 cm³
Glob. rouges de bœuf au $\frac{1}{10}$ =	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³	$\frac{1}{10}$ cm³
Eau physiologique q. s. =	—	—	—	—	—	—	—	—
Hémolyse après 24 heures :								
Sérum lapin A (84°) =	incomplète	traces	0	0	0	0	0	0
» lapin B (80°) =	complète	incomplète	traces	0	0	0	0	0
» lapin C (78°) =	complète	complète	incomplète	traces	0	0	0	0
» lapin D (74°) =	complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0	0
» lapin E (70°) =	complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0	0
Sérum lapin F (Précipité non chauffé) =	complète	complète	complète	complète	incomplète	traces	0	0
Sérum lapin normal =	incomplète	traces	0	0	0	0	0	0

Ces résultats prouvent encore une fois que le réceptor hémolysinogène est complètement détruit par une température de 84 degrés centigrades agissant durant 10 minutes.

CHAPITRE VI.

Action des acides et des bases

Quand après la fixation du réceptor on *redissout* le précipité $Ca_3(PO_4)_2$ au moyen d'acides (acides sulfurique, chlorhydrique, acétique), la substance lysinogène est complètement détruite.

La solution dialysée et injectée à des lapins ne donne pas d'hémolysines.

La destruction est incomplète, mais déjà fort notable, en redissolvant le précipité par l'acide citrique. De même les bases fortes (KOH — NaOH — $Ca(OH)_2$) détruisent complètement le réceptor hémolysinogène.

CONCLUSION ET RÉSUMÉ DU TRAVAIL.

1° Par la méthode d'Hofmeister (précipitations fractionnées des albuminoïdes), on ne parvient pas à retirer la substance hémolysinogène avec une fraction déterminée. Il y a du lysinogène dans chaque fraction. Pourtant la saturation du sulfate ammonique ne laisse pour ainsi dire plus de traces de lysinogène dans le filtrat.

2° La substance hémolysinogène peut se fixer sur les précipités qui se forment au sein de sa solution.

C'est ainsi qu'on doit s'expliquer le fait que chaque précipité albumineux qu'on forme dans une solution d'hématies entraîne une partie de la substance lysinogène.

3° La substance lysinogène est trop altérable pour permettre la redissolution et reprécipitation de la méthode d'Hofmeister. Après 3 ou 4 reprécipitations même, le précipité obtenu par la saturation au sulfate ammonique ne contient plus trace de lysinogène. Cela tient encore à ce fait qu'à chaque nouvelle précipitation le précipité n'entraîne qu'une partie de la substance lysinogène.

4° Le précipité de phosphate calcique ($CaCl_2 + Na_2HPO_4$) formé

dans une solution de globules rouges entraîne une grande partie de la substance lysinogène, dans certaines conditions même la moitié, et à peine des traces d'albumines et d'hémoglobine. En faisant 4 ou 5 précipités successifs de sel calcique dans une solution d'hématies, les précipités ont entraîné tout le lysinogène ; par contre la solution hémoglobinique a perdu si peu de substance que sa coloration n'a pas changé.

5° Après redissolution du précipité calcique, la solution contient à peine assez de substance albuminoïde pour donner un léger flocon à l'ébullition.

6° La température à laquelle se fait la destruction de l'hémolysinogène est assez nettement délimitable. Cette destruction se produit à environ 80 degrés centigrades.

7° La labilité de la substance lysinogène se montre encore, outre les faits donnés plus haut, par :

α) Sa destruction facile et rapide par les acides et les bases.

β) De plus la substance lysinogène mise en liberté par la destruction des globules rouges, conservée en solution à l'air et en présence de sels, se détruit progressivement pour disparaître en moyenne après 15 jours.

γ) Même la simple addition d'éther à une solution d'hématies amène une destruction notable du pouvoir lysinogène.

Remarques : Si nous nous demandons de quelle nature pourrait être cette substance, nous ne pouvons formuler des propositions probables que d'une façon exclusive :

1° D'abord nous avons dit pourquoi nous ne pouvons admettre qu'il s'agisse de lipoïdes : l'hémolysinogène ne passe que dans l'éther aqueux et n'existe plus dans les vrais lipoïdes de l'éther anhydre. Même dans l'éther aqueux il n'y a que de faibles portions d'hémolysinogène. Quant à la disparition du lysinogène de la solution éthéro-aqueuse, elle s'explique naturellement par la labilité de la substance.

Dans nos expériences le lysinogène abondamment attaché aux précipités calciques était parfaitement soluble dans l'eau et ne présentait aucun caractère gras.

2° Nous ne connaissons aucune substance protéique qui se comporte vis-à-vis des concentrations de sels neutres (méthode d'Hofmeister) comme le lysinogène. De plus ce que le phosphate calcique entraîne de substance protéique est une quantité dérisoire à peine reconnaissable.

La labilité de la substance dépasse aussi de loin celle des protéides.

La conservation en solution neutre ou l'action passagère des acides organiques légers altère bien un peu les protéides, mais ne les fait pas disparaître intégralement.

3° Une substance très altérable, probablement entièrement précipitable par le $AmSO_4$ à saturation, destructible à 80°, se laissant entraîner par les précipités les plus indifférents, ni lipoïde, ni protéïde, fait songer forcément aux ferments. Malheureusement la nature des ferments est si mal définissable que c'est en vain qu'on en chercherait actuellement un caractère entièrement convaincant. Si l'hémolysinogène était un ferment, on devrait songer à un ferment protecteur de la cellule, un agent mettant l'hématie à l'abri de l'attaque de tous les agents dissolvants qui l'entourent : à l'abri des alexines du plasma, à l'abri des leucocytes qu'on voit parfois s'attaquer aux hématies du même sujet, à l'abri des tissus phagocytaires, foie et râte, qui ont pour mission d'accaparer et d'achever les vieilles hématies.

Toute une hypothèse sur la lutte intercellulaire se dresse ainsi devant l'esprit, mais jusqu'ici les faits concernant la nature du lysinogène ne sont qu'exclusifs et nous montrent que l'expérimentateur doit suivre une autre piste que celle des lipoïdes et des protéïdes : il nous semble que c'est celle du ferment qui s'impose en ce moment.

Malheureusement la substance à poursuivre est délicate et très altérable, et cela annihile les résultats de beaucoup d'expériences : nous avons nous-même fait pendant ces deux dernières années de longs essais avec les extracteurs de lipoïdes, avec les précipités autres que les sels calciques, avec la dialyse, etc.; nous préférons ne pas en parler, parce qu'il est très difficile de voir clair dans les résultats. Et nous devons en terminant dire comme Bang et Forsmann au bout de leurs recherches : » nous n'avions pas cru que la substance lysinogène serait aussi difficile à traiter «.

Contribution à l'étude cytologique du Cancer

PAR

le Dr W. DETON

Institut Carnoy, Louvain. — Laboratoire du Prof. Grégoire.

(*Mémoire déposé le 27 mai 1910.*)

Contribution à l'étude cytologique du Cancer

INTRODUCTION.

Les observations cytologiques sur le cancer peuvent se grouper sous deux chefs [1]. Les unes concernent la *nature des divisions* et en général les *phénomènes nucléaires* dans les cellules cancéreuses; les autres concernent les *inclusions cellulaires* de différentes sortes et se rattachent par là à la question du parasitisme dans le cancer.

I. *Phénomènes nucléaires et divisions.*

Jusqu'en 1903, les auteurs, spécialement von Hansemann, avaient décrit principalement trois caractères cytologiques du cancer : des amitoses, des cinèses asymétriques comportant un partage inégal des chromosomes entre les deux pôles, enfin des cinèses pluripolaires entraînant elles aussi une distribution irrégulière des chromosomes aux différents pôles. Les auteurs expliquaient, à l'aide de ces déviations de la cinèse, les noyaux hyper- et hypochromatiques, bien connus dans le cancer.

En 1903, Farmer, Moore et Walker publièrent sur la question actuelle une note préliminaire et, en 1906, un travail plus étendu. Les auteurs retrouvent les amitoses, les cinèses asymétriques et les figures pluripolaires, mais outre cela ils apportent des données toutes nouvelles. Étudiant des cancers très jeunes, ils disent avoir observé, au voisinage du « growing edge » (ils désignent ainsi le bord par lequel, d'après eux, la « cancérisation » envahit graduellement l'épithélium), des figures analogues à celles qui caractérisent les *cinèses de maturation*. Ils décrivent des spi-

(1) Notre intention ne peut pas être de donner ici un historique complet de la question présente. Nous nous bornerons à rappeler quelques données utiles à connaître pour la discussion de nos observations.

rèmes en bouquet, des chromosomes en anneau, une division longitudinale des chromosomes-filles durant l'anaphase, en un mot, les aspects caractéristiques de la cinèse hétérotypique; enfin, et *principalement*, ils s'appuient sur des numérations de chromosomes qu'ils ont effectuées non seulement dans la région de croissance, mais aussi dans les portions du tissu cancéreux plus avancées que la zone des divisions hétérotypiques. Ils y relèvent, disent-ils, des nombres qui oscillent principalement entre deux moyennes, correspondant, l'une au nombre normal 32, l'autre au nombre réduit 16. Les auteurs en concluent que des divisions réductrices s'opèrent dans le « growing edge » et ils comparent la tumeur cancéreuse à un *tissu gamétogénétique*, c'est-à-dire à un tissu produisant, à la suite de la cinèse réductrice, les cellules sexuelles elles-mêmes.

von Hansemann (05) s'éleva bientôt contre cette description des auteurs anglais et se refusa à admettre, dans le cancer, l'existence de véritables cinèses hétérotypiques réductionnelles.

Bashford et Murray, après avoir, en 1904, confirmé les observations de Farmer, Moore et Walker, revinrent sur le sujet en 1906, et montrèrent que les prétendues formes hétérotypiques de chromosomes qu'ils avaient décrites étaient dues à des superpositions de chromosomes somatiques : ils purent s'en rendre compte à la faveur d'une meilleure différenciation de leurs coupes.

Enfin, en 1907, Winiwarter, décrivant un mal de Paget, dit n'avoir observé ni cinèses hétérotypiques, ni amitoses certaines. L'auteur décrit deux sortes de mitoses, les unes se passant dans des cellules normales, les autres s'effectuant dans des cellules pathologiques. Ces dernières divisions seraient reconnaissables aux formes plus ramassées des chromosomes et à la présence, dans le protoplasme, de granulations grossières.

II. *Inclusions cellulaires.*

On a décrit principalement *trois sortes* d'inclusions dans les cellules du cancer : des leucocytes, des cellules épithéliales englobées par d'autres, des corps de Plimmer.

1. En ce qui concerne les *leucocytes*, le fait était déjà bien connu avant les dernières recherches. Klebs, entre autres, dans son « Allgemeine Pathologie », attribue l'origine du cancer à une copulation entre cellules tissulaires et leucocytes.

Farmer, Moore et Walker insistent à nouveau sur le phénomène.

D'après eux, au bord d'envahissement des cancers jeunes, il se produit de nombreuses pénétrations de leucocytes à l'intérieur des cellules épithéliales, seulement, cela n'aboutit pas à une phagocytose, c'est plutôt d'une fusion qu'il s'agit : en effet, on voit le noyau du leucocyte continuer à se diviser, et on observe dans certains cas que les chromosomes du leucocyte se placent, en compagnie des chromosomes de la cellule épithéliale, à l'équateur d'une seule et même figure. Il s'agirait donc là d'une sorte de conjugaison entre une cellule épithéliale et un leucocyte.

2. Dès 1890, Borrel, étudiant les théories parasitaires du cancer, mentionne la présence, à l'intérieur de cellules cancéreuses, d'autres *cellules épithéliales*, vouées en dernière analyse à la dégénérescence, et montre que c'est une pareille signification qu'il faut attribuer aux soi-disant parasites coccidiens que venaient de décrire plusieurs auteurs. Borrel observe, dans les « *cellules incluses* », une membrane très nette, un protoplasme ramassé vers le centre et rattaché à la périphérie par des filaments radiaires, un noyau identique à celui des cellules épithéliales voisines. La dégénérescence se manifeste par un ramassement du protoplasme, par une transformation du noyau en une ou plusieurs masses chromatiques, et enfin par la disparition de tout le contenu cellulaire.

Farmer, Moore et Walker admettent eux aussi qu'il se produit parfois, dans le cancer, l'inclusion d'une cellule à l'intérieur d'une autre. Winiwarter, au contraire, qui a observé des apparences de ce genre, les explique, non par une véritable inclusion, mais par l'invagination d'une cellule dans une autre, en supposant que la section du rasoir ait rencontré les deux cellules, l'enveloppante et l'enveloppée, perpendiculairement à la direction de l'invagination.

3. Les *corps de Plimmer*, apparaissant souvent sous la forme d'une masse plus ou moins chromatique, enfermée dans une vacuole protoplasmique, ont été eux aussi considérés comme des parasites intracellulaires, soit comme des coccidies, soit comme des levures. Borrel, en 1901, écarte cette interprétation. Les corps de Plimmer représentent pour lui le résultat de la désorganisation d'un archoplasme à plusieurs centrosomes : il compare les apparences présentées par ces formations à l'évolution que subit l'archoplasme dans les spermatides du cobaye. Les cellules cancéreuses possèderaient d'abord, d'après l'auteur, des chaînettes de corps centrosomiques, plongeant dans une masse archoplasmique : il se produit

ensuite une vacuolisation autour de la masse archoplasmique totale ou bien une vacuolisation individuelle autour de chaque centrosome ou de chaque groupe de centrosomes. Le résultat final est la formation de « corps chromatiques énormes » plongeant dans des vacuoles » et donnant l'impression de substances en dégénérescence ». FARMER, MOORE et WALKER admettent, eux aussi, l'origine archoplasmique des corps de PLIMMER, et font ressortir, de même que BORREL, la ressemblance entre ces formations et les vésicules archoplasmiques des spermatides. Toutefois, se basant sur les observations de BENDA, — qui, dans les cellules cancéreuses, aurait observé le centrosome en même temps que le corps de PLIMMER, — et sur leurs observations propres, ils pensent que le centrosome n'entre pas dans la constitution du corps de PLIMMER. Les auteurs anglais attribuent une grande importance à la ressemblance entre les formations dont nous parlons et les vésicules archoplasmiques des cellules mâles : elle confirme à leurs yeux les analogies entre la tumeur cancéreuse et un tissu gamétogénétique.

Telles sont, en raccourci, les principales données en présence concernant la cytologie du cancer et, en même temps, les différents points auxquels nous accorderons notre attention.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

A. Matériel et Méthodes.

Nous avons examiné un assez bon nombre de cancers, sarcomes et papillomes. Quatre tumeurs ont surtout servi de base à nos observations actuelles : 1° un très jeune épithélioma de la lèvre inférieure, en occupant presque toute la longueur, mais d'une profondeur de quelques millimètres seulement ; ce cancer avait succédé à une leucoplasie ancienne ; 2° un carcinome du sein ; 3° un épithélioma du col utérin ; 4° un cancer mélanique des fosses nasales ayant déjà détruit la plus grande partie du maxillaire supérieur.

Nous avons essayé un grand nombre de fixateurs : les liqueurs de BOUIN, de PERENYI, de GILSON, de HERMANN, de ZENKER et de FLEMMING. Ce sont ces deux derniers réactifs qui nous ont donné les meilleurs résultats et presque tous nos dessins sont empruntés à du matériel fixé par ces deux

méthodes. Les tumeurs ont été plongées dans ces fixateurs aussitôt après leur ablation. Pour faciliter la pénétration des liquides, nous débitions les tumeurs en tranches d'environ un centimètre de longueur, mais le plus minces possible, de deux à trois millimètres d'épaisseur. Dans l'enrobage, nous avons trouvé beaucoup préférable de nous servir de l'huile de cèdre au lieu de chloroforme ou de xylol. On évite ainsi le durcissement des pièces et de plus la pénétration de la paraffine est plus parfaite. Nos coupes, d'une épaisseur de 5 à 7 1/2 μ, ont été colorées le plus souvent à l'aide de l'hématoxyline ferrique et du rouge Congo. Nous en avons traité aussi à la triple coloration de Flemming. Celle-ci présente l'avantage de permettre de décomposer certains amas chromosomiques qui apparaissent, après l'Heidenhain, assez indéchiffrables; seulement, lorsqu'il s'agit d'analyser en détail le contour et la structure d'un chromosome en particulier, la coloration mate de l'hématoxyline nous paraît bien préférable.

B. Cancer jeune.

Dans l'étude du jeune épithélioma de la lèvre, nous nous sommes trouvé dans des conditions analogues à celles où se sont placés Farmer, Moore et Walker. Nous possédons, dans une même coupe, la transition entre l'épithélium sain et les premières protubérances du tissu cancéreux. Nous nous sommes attaché principalement ici à rechercher, d'abord, les fusions de leucocytes avec les cellules épithéliales, et, ensuite, les aspects de cinèses hétérotypiques décrits par Farmer, Moore et Walker, à l'origine de la croissance cancéreuse.

En ce qui touche le premier point, nous avons bien observé la pénétration, à l'intérieur d'une cellule épithéliale, d'un ou de plusieurs leucocytes, et nous avons aussi parfois retrouvé, dans un leucocyte inclus, des apparences de noyau en prophase. Nous n'avons toutefois jamais constaté une division conjuguée du leucocyte et de la cellule incluante [1]. Nous n'attribuerions pas une valeur trop considérable à cette observation négative, si nous trouvions dans les figures des auteurs anglais une preuve de leur hypothèse : malheureusement, ils n'ont représenté, dans aucune de leurs publications, la confluence de chromosomes qu'ils décrivent. C'est pourquoi nous devons dire que rien ne nous paraît établir leur interprétation.

---

(1) De même d'ailleurs que Winiwarter.

Ajoutons ici que nous avons aussi, dans des cancers plus vieux, rencontré des leucocytes inclus; mais nous avons cherché en vain des cinèses « conjuguées ».

En fait d'apparences hétérotypiques, nous n'observons parfois qu'une sorte de vague noyau pachytène, FIG. 1. Seulement, étant donné, comme nous le verrons, que les chromosomes, à partir de la fin de la prophase, sont souvent tassés les uns contre les autres en un amas assez indéchiffrable, et que souvent ils sont alors situés dans une sorte d'espace plus clair où s'ébauche la figure achromatique, ce que VON HANSEMANN désigne sous le nom de « Teilungsraum » (Zellstudien, 1893), étant données ces deux particularités, les aspects dont nous parlons s'expliquent aisément et n'ont rien de commun avec un noyau pachytène authentique. D'ailleurs nous reviendrons plus tard sur ce sujet à propos des numérations chromosomiques qui constituent, de l'aveu même des auteurs anglais, le principal appui de leur hypothèse. Ajoutons seulement dès maintenant que, précisément dans les figures où ils montrent des formes hétérotypiques de chromosomes, FARMER, MOORE et WALKER dessinent ces derniers en un nombre supérieur au nombre réduit : on compte 18 chromosomes dans la figure 21 et au moins 24 dans la figure 23 de MOORE et WALKER (06). Or, ces deux figures, d'après les auteurs, représenteraient des métaphases hétérotypiques.

C. Cancers âgés.

§ 1. Noyaux quiescents.

Les noyaux quiescents présentent la structure typique, FIG. 2, 3, 6, etc. : un réseau assez bien fourni, composé de trabécules minces portant des portions plus épaisses et plus colorées.

Outre cela, le noyau contient toujours un, deux ou plusieurs nucléoles vivement colorés par l'hématoxyline ou la safranine.

Les dimensions des noyaux au repos sont assez variables d'une cellule à l'autre. Il existe une dimension moyenne généralement retrouvée, mais outre cela on observe ou des noyaux très grands ou des noyaux petits.

On rencontre assez souvent des cellules à deux ou plusieurs noyaux, FIG. 2, 5, 10, 11, 12, 49 et 54. Ceux ci peuvent être ou de dimensions égales (surtout lorsqu'ils ne sont que deux) ou de dimensions très variées. Dans certains cas, les différents noyaux, quelles que soient leurs dimensions,

présentent tous la structure typique. Ailleurs on trouve un ou deux noyaux typiques et, à côté, un noyau différent, FIG. 51 : le suc nucléaire lui-même y paraît coloré, ce qui donne au noyau une teinte foncée qui voile la structure interne; celle-ci paraît formée d'un réseau plus grossier que dans les noyaux ordinaires.

Enfin, nous aurons à parler plus tard des noyaux en dégénérescence.

§ 2. Le protoplasme.

Le protoplasme, ainsi que le montrent de très nombreuses figures, possède généralement une structure réticulaire. On peut assez souvent y distinguer plusieurs zones, une portion périphérique à mailles beaucoup plus larges et une portion centrale de structure plus dense, FIG. 6, 9, 10, 30, 35. Parfois, on croirait observer dans le protoplasme, à quelque distance de la membrane cellulaire, une sorte de membrane intérieure, FIG. 6. Mais il est clair que cette apparence est due à une sorte de ramassement des fibres cytoplasmiques. Ces membranes apparentes sont d'ailleurs souvent incomplètes, parfois même il en existe plusieurs, comme emboîtées l'une dans l'autre [1].

Dans les cellules au repos, nous observons, surtout dans le carcinome du sein, de nombreux et très beaux exemples de *filaments ergastoplasmiques*, FIG. 2 et 3, tout à fait analogues à ceux que GARNIER (99), entre autres, a décrits dans les cellules glandulaires séreuses et à ceux que les frères BOUIN (99) ont décrits dans des cellules végétales. Ce sont des portions réticulées longues, épaisses, colorables par la laque ferrique; elles sont manifestement en continuité avec le reste de la trame protoplasmique et ne sont, à toute évidence, que des trabécules de celle-ci modifiées. STRASBURGER (08) a décrit récemment de pareilles formations dans les végétaux; il attribue leur affinité pour l'hématoxyline à leur imprégnation par de la substance nucléolaire : nous n'avons pas pu ici contrôler cette hypothèse.

Nous n'avons presque jamais observé ces filaments ergastoplasmiques au voisinage du noyau, ainsi que d'autres auteurs l'ont vu; nous les observons le plus souvent à la périphérie cellulaire.

Dans les cellules en cinèse, FIG. 1, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, depuis la fin de la prophase jusqu'à l'achèvement de la division, nous ob-

[1] MARCUS (08) a constaté des apparences semblables dans le thymus en dégénérescence.

servons dans le protoplasme de *nombreux corpuscules sensibles aux colorants basiques*, se teintant vivement en noir par l'hématoxyline d'HEIDENHAIN et en rouge par la safranine. Ils présentent généralement un contour irrégulier : ils ont la forme de granules, de petits bâtonnets ou de plaquettes. On les croirait assez souvent en connexion avec la trame protoplasmique, dont ils représenteraient comme des points nodaux. Nous n'oserions pas dire cependant qu'ils ne sont pas plutôt fixés sur la trame protoplasmique. Nous n'avons aucune idée de leur signification ni de leur fonction ([1]). Notons seulement que MARCUS (08), si nous le comprenons bien, signale des apparences identiques dans les cellules du thymus en dégénérescence. Ajoutons que ces granulations apparaissent, au début, à la périphérie du protoplasme, FIG. **17**, et, par conséquent, ne semblent pas provenir du noyau.

WINIWARTER (07), ainsi que nous l'avons rappelé, considère comme pathologiques les divisions qui se passent dans un protoplasme à granules grossiers; seulement, l'auteur ne dit pas quelles sont les réactions colorantes de ces granules et, de plus, nous devons faire remarquer que, dans notre matériel, quelles que soient les fixations employées, même dans les pièces les mieux fixées au FLEMMING et au ZENKER, ces granules basophiles apparaissent dans toutes les cellules en division, à partir de la fin de la prophase.

Nous avons, dans les cellules au repos ou en prophase, recherché avec une attention toute spéciale les *centrosomes* et l'*archoplasme*. Nous avons assez souvent observé, dans les préparations à l'HEIDENHAIN, deux corpuscules noirs côte à côte, FIG. **3** et **4**, mais dans bien des cas, il existe plusieurs de ces couples avec, outre cela, d'autres granules isolés de la même forme que les premiers. Assez souvent aussi nous observons des amas de granules qui paraissent quelquefois groupés en série, FIG. **5**. Nous nous sommes demandé si ces différentes formations ne correspondent pas aux corpuscules centraux ou microcentres multiples décrits encore récemment par HEIDENHAIN (07). On sait que BORREL (01) a attribué cette valeur à de semblables groupes de granules. Il nous a été impossible de trancher la question. Si nous avions, autour d'une paire ou d'un amas de granules, observé une accumulation de protoplasme spécial que nous eussions pu

([1]) Peut-être faudra-t-il rechercher des relations entre ces corps et les mitochondries. Nous nous proposons d'appliquer à du nouveau matériel le procédé de BENDA.

prendre pour un archoplasme, nous y eussions vu un argument en faveur de la nature centriolaire de ces granules, seulement nous n'avons jamais pu délimiter un archoplasme. Les corpuscules plongent, il est vrai, dans la portion plus dense du protoplasme que nous avons mentionnée plus haut, mais cette dernière est beaucoup trop considérable pour être identifiée à une masse archoplasmique. D'autre part, la présence concomitante de plusieurs paires de granules et de granules isolés rend impossible le discernement des centrioles authentiques, s'ils existent. Aussi, bien que nous ayons constaté de la façon la plus claire, des corpuscules polaires dans les fuseaux constitués, nous n'oserions pas affirmer avoir eu devant les yeux des corpuscules centraux dans les cellules au repos ou au début de la prophase. Nous verrons plus tard l'importance de la question du corpuscule central et de l'archoplasme dans le cancer.

§ 3. L'amitose.

Il faut distinguer deux questions au sujet de l'amitose. Premièrement, se produit-il des divisions du noyau par voie directe? En second lieu, se produit-il des divisions du protoplasme consécutives à ces fragmentations nucléaires?

Touchant le premier point, il ne peut pas y avoir de doute. WINIWARTER fait remarquer avec raison qu'il ne suffit pas d'observer des incisions à la surface d'un noyau pour conclure à l'existence de fragmentations nucléaires. Seulement nous voyons plus que cela. La FIG. **6** montre un noyau en bissac : l'observation au microscope établit très clairement que les deux lobes sont presque sphériques et qu'ils ne sont plus rattachés que par un pédicelle de très petite section. La FIG. **7** montre un noyau pour ainsi dire en bourgeonnement, c'est-à-dire portant à son sommet une protubérance très petite qui en est presque séparée. Entre le noyau en bissac à lobes presque égaux et les noyaux » bourgeonnants « à lobes très inégaux, on rencontre toutes les dispositions intermédiaires, FIG. **8** et **9**. D'autre part, la FIG. **10** montre dans une même cellule un noyau assez grand et un très petit noyau. Dans la FIG. **11**, on voit, outre un petit noyau indépendant, un grand noyau presque entièrement, ou même déjà peut-être entièrement, coupé en deux par un étranglement. Enfin, les FIG. **12** et **13** montrent un grand nombre de noyaux de différentes dimensions, dont quelques-uns conservent des traces, dans leur contour, de leur formation par étranglement, dont d'autres, FIG. **13**, sont encore en train de bour-

geonner. Il nous semble d'après cela évident que le noyau se fragmente, régulièrement ou irrégulièrement, également ou inégalement, et que cette fragmentation peut se répéter un bon nombre de fois. Les cellules plurinucléées qu'on trouve dans le cancer, doivent donc, en partie, leur origine à des fragmentations nucléaires. Nous disons « en partie »; en effet, nous verrons qu'il y a peut-être une autre cause de la plurinucléarité.

Remarquons en passant un détail intéressant. STRASBURGER (07) a noté que les noyaux *qui se préparent* à l'amitose montrent une plus grande accumulation de matière nucléolaire. Nous n'observons pas ici un phénomène identique, néanmoins nous constatons que, dans chacun ou presque dans chacun des noyaux résultant d'amitose, il existe un nucléole, FIG. **12** et **13**, alors que les noyaux ordinaires n'en possèdent eux-mêmes qu'un ou deux. Cela paraît confirmer la façon de voir de STRASBURGER.

Le second point, c'est-à-dire la question de savoir si une division cellulaire peut se produire consécutivement à la fragmentation nucléaire, est plus difficile à trancher. Cela ne constitue certainement pas un phénomène régulier, mais nous avions cru néanmoins pendant quelque temps avoir observé un cas de formation d'une membrane cellulaire à mi-chemin entre deux noyaux provenant d'amitose. En effet, dans la FIG. **15**, les noyaux de deux cellules voisines possèdent l'un et l'autre un prolongement situé du côté de la membrane qui sépare les deux cellules et orienté de part et d'autre vers le point d'attache de cette membrane transversale à la membrane montante [1]. Il nous paraissait que l'hypothèse de l'origine de ces deux noyaux par amitose rendait bien compte de l'orientation convergente de leurs deux pointes effilées, et nous aurions eu ainsi un cas de bipartition cellulaire faisant suite à une amitose nucléaire. Seulement nous avons ensuite découvert la cause véritable de cette disposition. Nous verrons plus tard qu'à la télophase, les deux noyaux en reconstitution s'écartent considérablement l'un de l'autre en étirant les filaments fusoriaux. Or, la FIG. **15** montre que l'étirement peut se manifester dans les noyaux-filles eux-mêmes, qui alors se prolongent vers l'équateur en une pointe aiguë. Si l'on suppose que les deux cellules-filles, séparées d'abord par un sillon large, se rapprochent, dans la suite, l'une de l'autre et reviennent au contact par toute leur surface équatoriale, on comprendra qu'une pression s'exerce sur les pointes des noyaux et les force à s'orienter vers l'un des flancs de

[1] Le graveur n'a pas rendu assez clairement la membrane transversale séparant les deux cellules-filles.

la cellule; les pointes étant encore réunies par des restes du fuseau, elles convergeront naturellement l'une vers l'autre.

A part la FIG. 14, nous n'avons rien observé, malgré nos recherches persistantes, qui pût constituer un indice d'une division cellulaire consécutive à une fragmentation nucléaire. Nous n'avons, entre autres, jamais rencontré un sillon équatorial du protoplasme concomitant à un étranglement du noyau.

Parfois on croirait voir, autour d'un noyau apparemment provenu d'amitose, le protoplasme se condensant et s'entourant d'une membrane, FIG. 12, à droite : en d'autres termes, on croirait observer une division analogue à ce qui est connu en Botanique sous le nom de division par voie libre. Rappelons que BORREL semble admettre des phénomènes de ce genre et il en appelle à des observations de BUTLIN et de SABATIER. Mais sans insister sur la singularité de ce processus dans les groupes élevés du règne animal, nous devons faire remarquer que les aspects dont nous parlons pourraient tout aussi facilement peut-être s'expliquer par les invaginations cellulaires que nous décrirons plus tard.

A la question de l'amitose se rattache un problème important. Est-ce que des noyaux provenant d'une division directe peuvent encore dans la suite entrer en cinèse, et surtout, s'il en est ainsi, comment se comporte, dans la cinèse, chaque noyau nouveau au point de vue du nombre des chromosomes. MOORE et WALKER (06), dans leur travail sur le cancer, répondent affirmativement à la première question, sans toucher à la seconde, mais ils se basent principalement sur des données empruntées à d'autres objets. Nous n'avons observé qu'une disposition qui, à première vue, pourrait donner raison aux auteurs anglais. Parfois, on pense observer, dans une même cellule, deux noyaux voisins en prophase, FIG. 18. Seulement, en y regardant de plus près, on arrive à constater qu'il ne s'agit pas de deux noyaux différents, mais d'un seul noyau fortement bilobé. D'ailleurs, il n'y aurait rien d'étonnant à ce que l'on trouvât deux noyaux réellement distincts en division, sans qu'on dût admettre pour cela qu'ils sont provenus d'une amitose. En effet, il suffirait qu'après une caryocinèse, la division du protoplasme ne se fût pas effectuée, pour qu'on trouvât dans une même cellule deux noyaux normaux et complets. Nous reviendrons plus tard sur ce point.

Il n'est donc même pas démontré que dans nos objets une mitose puisse succéder à une amitose. La question du nombre des chromosomes dans de semblables conjonctures ne se pose donc pas.

Notons encore un dernier point au sujet de l'amitose. Il est certain que la fragmentation du noyau s'accompagne régulièrement d'une augmentation de la masse nucléaire totale. Or, l'accroissement protoplasmique ne paraît pas marcher de pair avec cet accroissement nucléaire, ainsi que le montre, par exemple, la FIG. **12**.

§ 4. Les cinèses [1].

Nous avons, dès l'abord, été frappé d'observer dans toutes nos coupes une différence importante entre les premiers stades de la cinèse et ceux qui succèdent à la fin de la prophase. Non seulement, ainsi que nous l'avons déjà dit, les corpuscules basophiles n'apparaissent qu'à partir de cette dernière étape, mais de plus, tandis que les prophases à noyau encore fermé s'accomplissent d'une façon qui paraît entièrement normale, les chromosomes étant régulièrement conformés et librement distribués dans la cavité nucléaire, FIG. **16** et **17**, à partir de la constitution du fuseau, au contraire, l'ensemble de la figure paraît très souvent, au moins jusqu'à la télophase, avoir subi des altérations : les chromosomes semblent sujets à se ramasser les uns contre les autres, ce qui les rend souvent indéchiffrables, FIG. **19** et suivantes.

Pendant la prophase, les chromosomes présentent l'aspect normal : ils ont la forme de bâtonnets plus ou moins allongés, droits, ou courbés en anses plus ou moins ouvertes, FIG. **17**, **18**. Le principal intérêt réside dans leur numération. Nous avons, dans quatre cancers différents, analysé de nombreuses prophases, en ne négligeant que celles qui étaient absolument indéchiffrables. Il est malheureusement extrêmement difficile, même en s'aidant, comme nous l'avons fait, d'une projection et d'un dessin à la chambre claire, d'arriver à une numération exacte; cela parce que d'abord les chromosomes peuvent adhérer au nucléole, ou bien les uns aux autres et que, de plus, les chromosomes se recouvrent assez souvent les uns les autres. Mais comme l'intérêt principal de cette numération réside dans le contrôle des données de FARMER, MOORE et WALKER, concernant la présence du nombre réduit, un dénombrement approximatif peut généralement suffire.

(1) FARMER, MOORE et WALKER mentionnent et dessinent d'assez nombreuses mitoses dans les cancers qu'ils ont étudiés. WINIWARTER, au contraire, dans une maladie de PAGET, n'aurait observé que très peu de cinèses, « en moyenne 5 ou 6 dans une coupe longue de 13-14 mm. ». Dans nos divers cancers, nous avons, comme les auteurs anglais, observé beaucoup de cinèses en différents stades.

Nous n'avons jamais constaté un nombre approchant 12 ou 16 [1]. Les nombres les plus fréquents que nous constations sont de 26 à 28 ou aux environs de 32. Nous avons compté une fois 17 et une fois 18, mais dans des cellules manifestement entamées par le rasoir. Enfin nous avons plusieurs fois observé des noyaux à un grand nombre de chromosomes, et avons pu, dans un cas, en compter 64. Ces données ne sont donc pas en harmonie avec la description de FARMER, MOORE et WALKER. Nous devons d'ailleurs à ce sujet rappeler une remarque déjà faite plus haut : dans les figures elles-mêmes des auteurs anglais, qui devraient montrer, d'après eux, la métaphase hétérotypique, on compte plus de 12 et plus de 16 chromosomes : 18 dans la fig. 21 de MOORE et WALKER (06) et au moins 24 dans leur fig. 23.

D'autre part, nos données numériques ont quelque chose d'étonnant. Il résulte, en effet, des observations de plusieurs auteurs que le nombre des chromosomes descend assez souvent, dans le cancer, sous sa valeur normale. Or, lorsque nous observons, dans nos préparations, des prophases à très peu de chromosomes, toujours on peut incriminer un sectionnement du noyau par le rasoir. Nous reviendrons plus tard sur ce fait, de même que sur la présence de nombres très élevés. Quoi qu'il en soit, les résultats que nous ont fournis nos dénombrements de chromosomes sont en contradiction avec l'interprétation de FARMER, MOORE et WALKER. Nous ne voyons pas les nombres osciller, en partie, autour d'une moyenne constituée par le nombre réduit. Et ainsi tombe pour nos objets le principal argument des auteurs anglais.

Lorsque le fuseau s'ébauche, on pourrait penser, au premier aspect, qu'il est d'origine nucléaire. Il paraît s'édifier aux dépens d'un réseau assez lâche séparé du reste du protoplasme par une sorte de membrane, FIG. **19**, **20** et **21**. Cependant, comme le noyau encore fermé ne contient jamais trace d'une substance filamenteuse achromatique, FIG. **18**, et renferme simplement les chromosomes, comme d'autre part, l'apparente membrane qui enveloppe la figure fusoriale, n'existe pas toujours et que, lorsqu'elle existe, elle ne se montre que sur une certaine portion du pourtour circulaire, FIG. **19** et **20**, nous sommes convaincu qu'il ne s'agit pas en l'occurrence d'une vraie membrane, mais simplement d'un tassement local des fibres cytoplasmiques (Teilungsraum de VON HANSEMANN). Nous avons d'ailleurs, comme

[1] Nous donnons ces deux nombres parce que, tandis que FARMER, MOORE et WALKER considérent 32 comme le nombre normal chez l'homme, DUESBERG (06), au contraire, se basant sur l'étude des cinèses spermatogénétiques, abaisse ce nombre jusque 24.

nous l'avons dit plus haut, observé souvent de semblables membranes apparentes au sein du protoplasme, situées concentriquement à la membrane nucléaire et à une certaine distance de celle-ci, FIG. 6. Il est évident, dans ce dernier cas, qu'il s'agit d'une orientation spéciale des fibres cytoplasmiques.

Le fuseau, lorsqu'il est distinct, est le plus souvent bipolaire avec un centrosome à chaque pôle, mais toujours dépourvu d'orientation astérienne, FIG. 20 et 23. Assez souvent aussi, les cônes polaires sont mal dessinés, les filaments fusoriaux sont de chaque côté disposés en plusieurs cônes peu fournis. Nous n'avons qu'assez rarement observé des fuseaux pluripolaires, FIG. 22. Enfin, il existe assez bien de couronnes équatoriales où on ne distingue pas le fuseau, et cela aussi bien lorsqu'il y a une couronne équatoriale unique que lorsqu'il y a une couronne équatoriale multiple paraissant correspondre à une figure pluripolaire.

Il est extrêmement difficile, pour ne pas dire impossible, de déchiffrer les allures des chromosomes à partir de la fin de la prophase. Ils se montrent, en effet, presque toujours, à partir de ce moment, ramassés les uns sur les autres, FIG. 19 et 22. C'est à ce ramassement que sont dues certaines figures montrant des sortes d'anses chromosomiques réunies en un pôle du noyau et singeant un synapsis, ainsi que nous l'avons vu plus haut à propos des cancers jeunes.

Nous n'avons pas, dans les cancers dont nous parlons maintenant, pu étudier ce que les auteurs anglais appellent le « growing edge », c'est-à-dire le pourtour extérieur du cancer par lequel se fait d'après eux l'envahissement de portions nouvelles de l'épithélium. Nous ne sommes donc pas ici dans les conditions voulues pour retrouver les aspects de chromosomes hétérotypiques décrits par FARMER, MOORE et WALKER au voisinage de ce pourtour. Nous avons néanmoins retrouvé des figures intéressantes à ce point de vue. Dans la FIG. 21, on penserait au premier examen, et nous même avons d'abord admis cette interprétation, observer des chromosomes en anneau ou à branches entrelacées ; mais en nous plaçant dans les meilleures conditions d'éclairage et en nous servant de l'objectif 1.40 et de l'oculaire 18, nous avons pu décomposer ces anneaux en plusieurs chromosomes indépendants et nous avons ainsi compté de 26 à 28 chromosomes. C'est ainsi que l'anneau apparent du centre de la figure est formé de quatre chromosomes; l'X apparent, isolé à droite, est formé de deux chromosomes de longueurs différentes. Rappelons que BASHFORD et MURRAY, après avoir

décrit des formes hétérotypiques de chromosomes, ont ensuite, par une différenciation plus précise et une analyse plus pénétrante, décomposé chacun d'eux en plusieurs chromosomes ordinaires.

Le tassement des chromosomes au fuseau rend impossible l'étude de leur mode d'insertion et ne permet pas de trancher le point de savoir si les chromosomes-filles que l'on distingue dans quelques chromosomes se séparent régulièrement vers les pôles.

Durant l'anaphase, les deux groupes de chromosomes se montrent souvent tassés en deux masses compactes. Nous avons parfois observé des figures de ce stade où on discernait mieux les chromosomes, mais ceux-ci se trouvent alors très irrégulièrement distribués à la surface du fuseau, FIG. 23.

Lorsque les deux groupes de chromosomes sont arrivés au pôle, commence à se dessiner l'étranglement équatorial du protoplasme, FIG. 24. Pendant que ce phénomène progresse et que les chromosomes reforment un noyau, les deux cellules-filles semblent tendre à s'écarter considérablement l'une de l'autre. Il en résulte un étirement du fuseau et, en même temps, les fibres de celui-ci, repoussées vers l'axe par le sillon grandissant, montrent souvent des renflements équatoriaux colorés qui aboutissent, vers la fin du processus, à former un Zwischenkörper très marqué, FIG. 15 et 25. Les noyaux eux-mêmes prennent quelquefois part à cet étirement et s'effilent en une pointe aiguë vers l'équateur, FIG. 15.

Les noyaux se reconstituent par un processus normal tel qu'on le retrouve dans les cinèses à petits chromosomes. Les bâtonnets demeurant anastomosés entre eux après le tassement qu'ils ont subi au pôle, se dégagent les uns des autres, se distendent et forment un réseau à trabécules assez épaisses, qui bientôt passe au réseau typique, FIG. 26, 27 et 28.

Nous venons de dire que l'étranglement équatorial du protoplasme débute au moment où les chromosomes sont tassés au pôle. Il est généralement achevé lorsque les deux noyaux ont reformé leur membrane et sont en train de reconstituer leur réseau. Il reste alors des filaments fusoriaux qui sont ramassés les uns sur les autres par la progression du sillon, FIG. 24, 25. Nous avons cependant observé parfois, rarement il est vrai, des cellules dans lesquelles les deux noyaux sont déjà en reconstruction, dans lesquelles en outre il ne demeure plus de trace du fuseau, et dans lesquelles, cependant, l'étranglement équatorial est à peine indiqué, FIG. 27. Cette figure se trouve, pour ce qui concerne le noyau, au même stade que la FIG. 26. Or, dans

celle-ci, la division cellulaire est achevée, tandis que dans la FIG. 27 il n'y a qu'un indice d'étranglement équatorial. Nous nous sommes demandé si peut-être, dans ces cas, la cellule ne va pas demeurer indivise. Cela expliquerait la présence de certaines cellules à deux noyaux et de certains noyaux à nombre très élevé de chromosomes, en admettant que les deux noyaux-filles auraient pu revenir au contact et se fusionner en un noyau comprenant ainsi $2n$ chromosomes. Il est vrai que l'on pourrait aussi, pour expliquer la présence de ces noyaux à chromosomes abondants, recourir à une donnée rappelée plus haut : c'est que souvent le fuseau est mal formé et que, par conséquent, il pourrait se faire que les chromosomes-filles, au lieu de se séparer vers les pôles, restassent ramassés en une seule figure, donnant naissance à un seul noyau, qui se reconstituerait donc avec les $2n$ chromosomes-filles.

Nous avons, rarement il est vrai, observé des figures asymétriques : de plus, nous avons trouvé des figures pluripolaires, non seulement en métaphase, FIG. 22, et en anaphase, mais aussi en télophase, FIG. 28. Ces deux sortes de cinèses pourraient rendre compte, ainsi qu'on l'admet généralement, de l'existence de noyaux à dimensions réduites.

§ 5. Les inclusions.

1. *Cellules « incluses »*.

Nous avons cru pendant longtemps, au cours de nos recherches, qu'il fallait adopter l'hypothèse de Borrel (90), admettant dans certains cas l'*inclusion* véritable d'une cellule épithéliale dans une autre. Nous observions, à l'intérieur du protoplasme d'une cellule, et entièrement enveloppée par lui, une autre cellule complète à protoplasme et noyau normaux, repoussant devant elle le noyau de la cellule envahie, FIG. 35. Nous voyions, dans la cellule enveloppée, le protoplasme détaché de la paroi, ramené vers le centre et séparé ainsi de la cellule enveloppante par un large hiatus clair, FIG. 36. Enfin, nous trouvions dans la cellule enclavée des signes non équivoques d'une dégénérescence graduelle, FIG. 37-40. Tout cela nous paraissait ne pouvoir s'expliquer qu'en admettant un « englobement » réel d'une cellule par une autre, entraînant pour la première des conditions de vie anormales. Nous étions surtout frappé par la rétraction du protoplasme de la cellule apparemment incluse. Nous ne retrouvions pas, en effet, de semblable disposition dans les cellules unies régulièrement les unes aux

autres dans le tissu. Cependant, en reprenant une fois encore l'analyse détaillée de nos préparations, nous sommes arrivé à constater que ces apparences ne correspondent en réalité qu'à l'*invagination d'une cellule dans une cellule voisine*. Voici, en effet, ce que nous avons pu observer. Certaines cellules montrent une tendance à se dilater considérablement et à prendre des formes en boudin allongé et, ainsi, elles repoussent devant elles la cellule ou les cellules qui s'opposent à leur dilatation. Parfois, la cellule dilatée refoule devant elle deux ou plusieurs cellules voisines qui s'aplatissent alors et la coiffent comme d'une bordure, FIG. 32. Parfois, exerçant sa pression contre une seule cellule, elle creuse à la surface de celle-ci une encoche grandissante, FIG. 30 et 31 : la cellule repoussée prend en section optique la forme d'un croissant à courbure plus ou moins accentuée, dans le creux duquel se trouve logée la protubérance envahissante et on constate quelquefois, au niveau des extrémités du croissant, comme un étranglement de la cellule dilatée, FIG. 30 et 31. Parfois enfin, nous avons vu une même cellule envahie de deux côtés à la fois par des cellules dilatées, FIG. 29. Il nous semble clair qu'il faut chercher dans ce phénomène la raison des aspects que nous avons décrits plus haut, FIG. 35. Si on s'imagine que, dans la FIG. 30, le croissant de la cellule B corresponde en réalité à la coupe optique d'une calotte *hémisphérique* recouvrant la protubérance envahissante, si ensuite on se représente le rasoir entamant les deux cellules perpendiculairement au plan de la figure et passant au niveau des deux noyaux, on obtiendra comme résultat une disposition absolument semblable à celle de la FIG. 35. Il importe d'ailleurs de remarquer que, *pour une chance qu'il y a de rencontrer les deux cellules dans une disposition montrant l'invagination de face*, il y en a *un grand nombre* de les couper par le rasoir *dans une situation qui fait paraître l'une d'elles complètement enfermée par l'autre*.

Nous avons d'autre part observé, FIG. 33, une cellule invaginée, entourée par un espace clair provenant de la rétraction du protoplasme et, par conséquent, la présence de semblable espace clair ne peut pas non plus servir à appuyer l'hypothèse de l'inclusion, ce que nous avions cru d'abord. Devant ces données et surtout en comparant les FIG. 30, 31, 32 avec la FIG. 35, nous ne pouvons douter que l'*inclusion apparente* ne corresponde en réalité à la coupe transversale ou oblique d'une *invagination*. Cela est vrai du moins dans la majorité des cas, car nous ne voudrions pas nier qu'à un moment donné, par suite d'un accroissement ultérieur, les bords de la

calotte hémisphérique ne puissent arriver à se rencontrer et à englober de toute part la cellule dilatée qui deviendrait alors réellement incluse, mais ajoutons que nous n'avons observé aucune particularité qui plaide pour cette hypothèse.

Comment alors expliquer, s'il ne s'agit ici que d'une invagination, les *phénomènes de dégénérescence* qui semblent se produire dans les cellules apparemment incluses? Avant tout, se produit-il une dégénérescence de cellules? Cela nous semble certain. Seulement, il est fort difficile de suivre pas à pas les étapes de ce phénomène. Quelques aspects, qui, à première vue, pourraient se rattacher au cas que nous considérons maintenant, doivent peut-être rentrer dans une autre catégorie d'inclusions cellulaires, ainsi que nous le verrons. Malgré cette difficulté, on peut établir le fait d'une évolution pathologique des cellules enclavées. On voit d'abord le protoplasme se contracter assez violemment en s'écartant de la membrane; il devient dense, homogène et se colore plus vivement par le rouge Congo, FIG. 37. Même dans les préparations traitées simplement par l'hématoxyline d'HEIDENHAIN sans intervention de rouge Congo, le protoplasme, dans cet état, paraît nettement plus sombre que dans les cellules ordinaires. En même temps, le noyau se rapetisse et se recroqueville en prenant une teinte plus foncée, FIG. 37. Dans la suite, en même temps que le protoplasme se ramasse encore davantage, on voit le noyau devenir de moins en moins colorable, FIG. 38, jusqu'à ce que bientôt on n'y observe plus que les traces d'un réseau chromatique, FIG. 39. A la fin, il ne reste plus au sein de l'ancienne cavité cellulaire qu'une sphère rose où on ne reconnait plus de noyau, FIG. 40.

Jusqu'ici, la sériation paraît claire : dans la suite, elle devient plus incertaine à cause des analogies possibles avec d'autres inclusions. Il semble cependant que la sphère rose diminue graduellement, FIG. 41, pour disparaître complètement : il reste ainsi dans le protoplasme une sorte de très grande vacuole dépourvue de contenu figuré, ou bien renfermant des traînées d'une substance qui prend, sous le rouge Congo, une teinte rose orangé, FIG. 45.

Peut-être la dégénérescence suit-elle parfois une autre évolution. Le noyau semble, dans certains cas, se fragmenter en débris qui se répandent dans le protoplasme, FIG. 42, et disparaissent graduellement, FIG. 43 et 44. Seulement les deux dernières figures, que nous venons de citer, ont peut-être une autre valeur, comme nous le verrons plus loin.

Quoi qu'il en soit des points qui demeurent douteux dans notre sériation, il nous semble au moins démontré qu'il se produit une dégénérescence des cellules enclavées [1].

Cela étant, comment expliquer la liaison entre ces phénomènes et l'« enclavement » des cellules? Peut-être pourrait-on admettre qu'ici, comme dans d'autres cas, le gonflement d'une cellule serait précisément la première manifestation de son évolution nécrobiotique. Dans cette hypothèse, l'invagination serait le résultat de ce gonflement pathologique et ne se produirait donc que dans le cas de cellules vouées à la dégénérescence. Nous devons toutefois ajouter que nous avons observé un cas de cellule invaginée en division, FIG. **34**. Cela semble contredire l'hypothèse que nous venons de faire [2].

2. *Corps de Plimmer.*

Nous croyons devoir rattacher aux « corps de PLIMMER » une autre catégorie d'inclusions cellulaires que représentent les FIG. **46** à **53**. Ces formations, en effet, nous paraissent constituer une série homologue et, d'autre part, plusieurs d'entre elles, se rapprochent tout à fait des inclusions décrites, par FARMER, MOORE et WALKER, entre autres, sous le nom de « Plimmer's bodies » et, par VON LEYDEN et GOYLORD, sous le nom de « Vogelaugen ». Elles ressemblent aussi aux masses archoplasmiques en régression décrites par BORREL (01). Nous les rencontrons en abondance dans nos différents cancers, sauf dans le jeune épithélioma de la lèvre.

Le point de départ s'en trouve, croyons-nous, dans un corps de dimension restreinte, situé dans une vacuole du protoplasme et constitué d'un substratum rose (sous le rouge Congo) portant une ou plusieurs sphérules très chromatiques, FIG. **46**, **47**, **48**, **49**. Le substratum paraît formé d'une substance assez homogène et en tout cas non réticulée. Parfois, on trouve plusieurs de ces corps dans une seule cellule.

L'évolution de ces inclusions comporte plusieurs phénomènes. D'abord elles grandissent de plus en plus jusqu'à atteindre parfois, FIG. **52** et **53**, des dimensions égales ou supérieures à celles du noyau. Il se peut qu'alors elles se fragmentent en plusieurs sphères, FIG. **50** et **51**. Nous n'oserions

---

(1) Le premier mode de dégénérescence, que nous venons de décrire, se ferait donc par chromatolyse, le second, au contraire, par *caryorrhexis* (KLEBS).

(2) C'est par une invagination de cellules que nous croyons devoir expliquer les images de « *Cancriamœba* » dessinées par EISEN.

cependant pas l'affirmer sans réserve, car ces deux dernières figures pourraient aussi bien représenter l'évolution indépendante de plusieurs corps de Plimmer primitifs. En même temps que se développe le substratum, on voit la matière chromatique elle-même augmenter de quantité : elle se trouve disposée en des sphérules, en des gouttelettes souvent nombreuses et de dimensions variables, fig. 49, 50, 51, 52, 53. Enfin, autour de ces formations, le protoplasme se creuse d'une vacuole de plus en plus large, fig. 51, 52 et 53.

Quel est le sort ultérieur de ces formations? Nous ne le savons pas. Peut-être faudrait-il rattacher ici les masses roses entourées d'un large espace clair que nous avons dessinées dans les fig. 40 et 41. Ces masses correspondraient au corps de Plimmer de la fig. 52, en supposant que dans celui-ci les sphérules chromatiques se seraient dissoutes. Cette interprétation pourrait trouver un appui dans la fig. 51, montrant, à côté des corps de Plimmer à sphérules chromatiques, une masse rose dépourvue de chromaticité. Seulement nous avons vu plus haut que les masses roses dont nous parlons peuvent aussi se rattacher aux cellules enclavées en dégénérescence. Il y a là un point que nos observations, bien que très répétées, ne nous ont pas permis de trancher.

Quelle est l'origine des corps de Plimmer? Nous ne sommes pas non plus arrivé à élucider cette question. Nous n'avons jamais pu établir une connexion entre eux et les centrosomes — du moins apparents — que nous avons observés dans les cellules; au contraire, la fig. 47 montre dans une même cellule une paire de centrosomes apparents et un corps de Plimmer bien net. D'autre part, n'ayant pas rencontré d'archoplasme certain à l'aide de la méthode que nous avons employée, nous ne pouvons pas dire si les corps de Plimmer correspondent à des vésicules archoplasmiques, ainsi que le pensent Borrel et Farmer, Moore et Walker. Insistons enfin sur ce fait que, malgré nos recherches, nous n'avons trouvé aucun aspect qui nous montrât l'origine des corps de Plimmer aux dépens de n'importe quelle partie préexistante de la structure cellulaire. Nous n'avons observé ces corps que tout formés et n'avons aucune hypothèse à formuler concernant leur genèse [1].

[1] Peut-être certains corps de Plimmer sont-ils identiques aux corps fuchsinophiles de Russell, qui représenteraient, d'après les recherches de Pianese (98), « un produit de dégénérescence colloïde du protoplasme ».

3. *Noyaux en dégénérescence.*

Nous avons aussi observé des phénomènes de dégénérescence dans certains noyaux n'appartenant pas à des cellules enclavées et, si nous les mentionnons ici, c'est parce qu'ils pourraient prêter à confusion avec les inclusions, vraies ou apparentes, que nous venons de décrire.

Dans les noyaux dont nous parlons, on voit la trame réticulaire se désorganiser en tronçons et en sphérules, FIG. **55**, **56**, en même temps qu'autour du noyau une large vacuole se creuse dans le protoplasme. Ces phénomènes paraissent se produire principalement dans les cellules à deux noyaux. Il semble que les noyaux en dégénérescence se rattachent aux noyaux plus sombres que nous avons décrits dans certaines cellules, FIG. **54**.

Les aspects des FIG. **55** et **56** semblent bien correspondre à des phénomènes de dégénérescence; seulement, ici encore, nous sommes embarrassé pour déterminer l'évolution ultérieure de ces noyaux. Certaines figures que nous avons rapportées à des cellules en dégénérescence, FIG. **42**, **43**, **44**, pourraient peut-être se rattacher ici. Il nous a été impossible de nous former un avis définitif. Il resterait aussi à rechercher les rapports éventuels de ces noyaux avec les leucocytes inclus.

CONCLUSIONS :

On voit que plusieurs des points touchés dans ce mémoire demeurent indécis. Nous ne désespérons pas, en poursuivant nos recherches sur du nouveau matériel, d'aboutir un jour à une solution même pour ces points. Pour le moment, nous pouvons résumer, dans les conclusions suivantes, les résultats de nos recherches.

1° Nous n'avons, ni dans un cancer jeune, ni dans des cancers plus âgés, rencontré les aspects chromosomiques caractéristiques des cinèses de maturation.

2° Au contraire, des numérations nombreuses de chromosomes nous ont fourni des données en contradiction avec l'hypothèse de Farmer, Moore et Walker.

3° Il se produit des intrusions d'un ou plusieurs leucocytes dans des cellules cancéreuses, mais nous n'avons pas observé de » cinèses conjuguées « dans ces cas.

4° Il se produit des fragmentations amitotiques, égales ou inégales, du noyau, parfois à plusieurs reprises dans une même cellule, mais nous n'avons pu trouver aucune preuve d'une division cellulaire consécutive à pareilles fragmentations. De même, nous n'avons observé aucun cas de caryocinèse succédant à une amitose.

5° Le protoplasme dans certains cancers (carcinome du sein) possède de très belles formations ergastoplasmiques, qui représentent une portion modifiée de la trame réticulaire.

6° La prophase des cinèses présente un aspect normal. Les stades ultérieurs sont caractérisés par une tendance des chromosomes à s'agglomérer et par la présence, dans le protoplasme, de corpuscules basophiles qui ne paraissent pas provenir du noyau. On trouve des exemples assez rares de fuseaux pluripolaires et de cinèses asymétriques. Parfois la division de la cellule semble ne pas se produire après celle du noyau.

7° Les aspects de » cellules incluses « décrits par Borrel correspondent en réalité à des invaginations cellulaires. La cellule invaginée dégénère.

8° Les corps de Plimmer ont une évolution assez complexe. Nous n'avons rien observé en faveur de leur origine archoplasmique.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1904. *Bashford et Murray* : Conjugation of resting Nuclei in one Epithelioma of the Mouse; Proc. Roy. Soc., 73.

1906. » : On the occurence of heterotypical Mitosis in cancer; Proc. Roy. Soc., 77.

1890. *Borrel* : Sur la signification des figures décrites comme coccidies dans les épithéliomas; Arch. Méd. expérim., t. II.

1901. » : Les théories parasitaires du cancer; Ann. Inst. Pasteur, t. XV.

1899. *Bouin, M. et P.* : Sur le développement de la cellule-mère des liliacées, etc.; Arch. Anat. micr.

1906. *Duesberg* : Anat. Anzeiger; cité d'après WINIWARTER.

1900. *Eisen* : Preliminary Report on the presence and nature of parasitic amœbæ (*Cancriamœba macroglossa*) in the epithelial carcinomata; Medical Record, July.

1903. *Farmer, Moore et Walker* : On the resemblances exhibited between the cells of malignant growths in man and these of normal reproductive tissues; Proc. Roy. Soc., 72.

1905. » : On the resemblances existing between the « PLIMMER's Bodies » of malignant growths, and certain normal constituants of reproductive cells of animals; Proc. Roy. Soc., 76.

1906. » : On the cytology of malignant growths; Proc. Roy. Soc., 77.

1899. *Garnier* : Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion; Thèse et Journ. An. et Phys., XXXVI.

1893. *Hanseman (von)* : Specificität, Altruismus und die Anaplasia der Zellen.

1902. » : Die mikroscopische Diagnose der bösartigen Geschwülste, 2te Aufl.

1905. *Hanseman (von)* : Einige Bemerkungen über die angeblich heterotypen Zellteilungen in bösartigen Geschwülsten; Biolog. Zentralbl., XXV.

1907. *Heidenhain* : Plasma und Zelle; Iena, Fischer.

1908. *Marcus, H.* : Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen; Arch. f. micr. Anat., Bd 71.

1906. *Moore et Walker* : First Report on the cytological investigation of cancer.

1898. *Pianese* : Su i corpi fuxinofili di Russell; Arch. Parasit., I.

1907. *Strasburger* : Einiges über Characeen und Amitose; Festschrift f. Wiesner.

1908. » : Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XLV.

1907. *Winiwarter (von)* : Ueber Pagetsche Krankheit; Arch. Derm. u. Syph., 85.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nous nous sommes toujours servi pour l'observation et le dessin de l'objectif 1.30, 2 *mm. ou de l'objectif* 1.40, 2 *mm. de* ZEISS, *combiné avec l'oculaire compensateur* 12, *sauf pour la* FIG. **22** *qui a été exécutée à l'aide de l'oculaire* 18. — *Tous nos dessins ont été faits à la hauteur de la platine du microscope. Nous nous servons d'une lampe de* SWIFT *avec condensateur de* NELSON, *et d'un filtre à l'oxalate de Ca. Notre microscope est muni d'un condensateur holoscopique de* WATSON *ouv.* 1.30.

FIG. **1.** Synapsis apparent. granules basophiles.

FIG. **2.** Filaments « ergastoplasmiques ».

FIG. **3.** Deux corpuscules centraux (?), filaments ergastoplasmiques.

FIG. **4.** Un couple de corpuscules centraux (?).

FIG. **5.** Amas de corpuscules (microcentre de HEIDENHAIN ?).

FIG. **6-13.** Aspects différents de la fragmentation du noyau.

FIG. **14.** Apparence d'une division cellulaire ayant fait suite à une amitose nucléaire.

FIG. **15.** Télophase, Zwischenkörper, noyaux-filles étirés en pointe.

FIG. **16** et **17.** Prophase somatique normale.

FIG. **18.** Un noyau bilobé en prophase, simulant, à certains niveaux d'installation du microscope, deux noyaux distincts.

FIG. **19.** Fin de prophase. Fausse membrane nucléaire. Ébauche du fuseau. Corpuscule polaire. Granules basophiles : ceux-ci se remarquent dans toutes les figures jusqu'à la télophase.

FIG. **20.** Figure bipolaire. Fausse membrane incomplète. Corpuscules polaires.

FIG. **21.** Fin de prophase. Forme apparemment hétérotypique de certains chromosomes.

FIG. **22** Fuseau pluripolaire. Quatre corpuscules centraux.

FIG. **23**. Fuseau bipolaire. Anaphase. Chromosomes éparpillés.

FIG. **24** et **25**. Fin d'anaphase. Étirement du fuseau. Granules basophiles très développés.

FIG. **26**. Télophase : les deux cellules-filles sont constituées.

FIG. **27**. Télophase : les deux noyaux-filles sont reformés. le sillon équatorial à peine indiqué.

FIG. **28**. Télophase tripolaire.

FIG. **29**, **30**, **31**, **32**, **33**. Invagination d'une cellule ou de deux cellules dans une cellule voisine.

FIG. **34** Division d'une cellule enclavée.

FIG. **35-41**. Cellules apparemment incluses. Stades successifs de leur dégénérescence.

FIG. **42-45**. Idem. — Autre type de dégénérescence (?).

FIG. **46-53**. Évolution des corps de PLIMMER.

FIG. **54**. Deux noyaux différents dans une même cellule.

FIG. **55-56**. Dégénérescence du noyau.

La FIG. **1** *provient d'un épithélioma de la lèvre; les* FIG. **11**, **12**, **18**, **26**, **27**, **28**, *d'un cancer mélanique des fosses nasales; les* FIG. **20** *et* **53**, *d'un épithélioma du col utérin; les autres, d'un carcinome du sein.*

La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes

CHEZ L'ESCARGOT

PAR

Arthur BOLLES LEE.

(Mémoire déposé le 1er septembre 1910.)

La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes

CHEZ L'ESCARGOT

Dans mon travail de 1897 sur la spermatogénèse de l'escargot [1] se trouvaient les conclusions suivantes.

Les spermatogonies, de toutes les générations, montreraient au début de leurs prophases 24 chromosomes existant sous la forme d'anses épaisses, orientées en corolle de fleur, ou, comme on a pris l'habitude de le dire, en bouquet. Ces 24 anses subiraient une division longitudinale donnant lieu à la formation de 48 anses chromosomiques grêles. Ces chromosomes grêles s'éparpilleraient d'abord dans le noyau, mais ensuite s'uniraient deux à deux de manière à former 24 chromosomes définitifs, courts et trapus. Il se serait donc produit une conjugaison de chromosomes. Mais comme cette conjugaison aurait eu lieu entre des éléments nucléiniens, " chromosomes ou demi-chromosomes comme on voudra " (p. 221), résultant d'une division préalable de 24 éléments, il n'y aurait pas eu de réduction numérique du chiffre chromosomique dans les spermatogonies, que j'ai décrites comme ne montrant que le chiffre 24 dans leurs couronnes équatoriales et dans leurs anaphases. Et comme j'ai trouvé également le chiffre 24 pour les spermatocytes I et les spermatocytes II, j'ai conclu

---

(1) A. Bolles Lee : *Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia;* La Cellule, t XIII, 1r fasc., 1897.

qu'il n'y avait point de réduction numérique dans les cinèses spermatogénétiques de l'escargot.

Or, de nombreux travaux plus récents, d'auteurs fort compétents, sont venus confirmer, dans les objets les plus divers, l'existence d'une conjugaison de chromosomes dans les cinèses de maturation. Seulement, d'après ces auteurs, cette conjugaison ne se placerait pas, comme je l'ai décrit pour l'escargot, à la suite d'une division préalable d'anses épaisses. Cette division n'existerait pas, et la conjugaison se ferait entre des anses grêles formées en dehors de toute division, en nombre égal au chiffre chromosomique normal de l'organisme; et donnerait lieu à la formation des anses épaisses en question, en nombre égal au chiffre réduit de l'organisme. De sorte que la sériation des images que j'avais observées devrait, pour concorder avec leurs observations, être intervertie. La formation des anses grêles, en nombre normal, devrait précéder la formation des anses épaisses en nombre réduit; de sorte que la conjugaison que j'ai observée donnerait lieu à une réduction numérique authentique. Et ce que j'avais pris pour une division ne serait pas autre chose qu'un aspect de cette conjugaison. De plus, selon ces auteurs, ces phénomènes s'observent *non dans toutes les générations* de spermatogonies, mais seulement dans *la dernière* génération, — dans les cellules que j'ai appelées *auxocytes*.

J'ai cru devoir soumettre ces points à une nouvelle étude, qui fait l'objet du présent mémoire.

J'ai essayé dans cette recherche un nombre considérable de méthodes de préparation. Deux seulement m'ont donné de très bons résultats. Ce sont la fixation par le liquide fort de Gilson (alcool absolu, chloroforme, et acide acétique cristallisable, en parties égales, avec sublimé à saturation), ou par le formol picrique de Bouin; avec coloration, dans les deux cas, par l'hématoxyline ferrique. Le mélange de Flemming m'a donné de bonnes images par places, mais seulement dans une zone très restreinte de la préparation, et n'est pas à recommander. Le sublimé en solution saturée dans l'eau avec addition de 5 °/₀ d'acide acétique m'a donné des résultats très mauvais, presque les plus mauvais que j'ai eus.

Les images microscopiques que nous allons étudier sont pour la plupart assez faciles. Il y en a cependant une, celle du bouquet épais, dont l'analyse est franchement difficile, surtout pendant le stade que je décrirai sous le nom de « bouquet *tassé* ». Cette analyse demande un outillage de premier ordre, et un éclairage absolument correct. Je renvoie pour ce sujet

à ce qui a été dit dans mon mémoire sur *L'éclairage et l'emploi du condensateur dans la micrographie histologique* [1]. Je me permets d'insister sur la nécessité d'employer un condensateur de premier ordre, tel que l'apochromat. 1.98 de POWELL, ou l'achromatique 1.40 de BECK. Il faut une lumière aussi monochromatique que possible. Et — j'ai sur le cœur de n'avoir pas assez insisté sur ce point — il faut absolument *supprimer le bull's eye*, car toujours il nuit à la définition. Il va sans dire qu'il ne faut pas se figurer, comme le fait un auteur récent, qu'on se tire d'affaire avec un bec AUER et un *Schusterkugel*.

Je trouve utile également de supprimer le miroir et prendre la lumière directe de la flamme, en inclinant le microscope. Je sais qu'il a été nié par l'autorité la plus compétente en la matière (NELSON) que le miroir puisse nuire à la netteté de l'image; mais je garde mon opinion. Je pense qu'avec le microscope incliné le condensateur reçoit les rayons de la flamme sous un angle plus favorable à la formation d'une image plate.

1. Le chiffre chromosomique.

D'après mon mémoire de 1897, il y aurait 24 chromosomes dans les spermatogonies, et le même nombre dans les spermatocytes I et les spermatocytes II. Or, j'ai pu constater depuis que les spermatogonies de toutes les générations *avant la dernière*, ou celle qui est composée d'auxocytes, possèdent 48 chromosomes. J'ai pu compter ce nombre plusieurs fois avec certitude dans des vues polaires de leurs couronnes équatoriales; et dans les anaphases et télophases j'ai trouvé des chiffres si voisins de celui-là que je ne puis douter que leurs écarts de ce chiffre ne tombent dans les limites des erreurs d'observation.

L'erreur que j'avais commise doit être attribuée simplement au fait que j'avais mal compté! L'observation est assez difficile; car il s'agit de voir nettement ce nombre de chromosomes qui sont entassés dans un noyau qui a au plus 10 μ de diamètre; qui s'y touchent à peu près tous; et qui très souvent se trouvent agglutinés par paires ou par trois. De plus, ayant constaté la présence de 24 anses épaisses dans des cellules que je prenais alors pour des spermatogonies ordinaires, — tandis qu'elles ne sont que des spermatogonies de transition, ou auxocytes, — j'étais porté à croire que

---

[1] La Cellule, t. XIX, 2d fasc., 1902.

j'arriverais au chiffre chromosomique tout aussi bien en comptant ces anses qu'en comptant les chromosomes définitifs et mis au fuseau.

Les spermatogonies contiennent donc 48 chromosomes; et comme il est constant que les anaphases des auxocytes ou spermatocytes I en montrent 24 seulement, et les spermatocytes II de même, il s'ensuit qu'il y a eu réduction avant la dernière division de maturation; et que l'escargot ne fait point exception à la règle générale que les cinèses de maturation comportent une réduction numérique.

Il est bien entendu que, quand je dis que je trouve maintenant 48 chromosomes dans les spermatogonies, c'est bien des *spermatogonies* que je parle et non des *Ursamenzellen* ou cellules sexuelles mâles primordiales.

Je n'ai pas cru utile de donner de nouvelles figures des chromosomes des spermatogonies. Les figures de la Pl. I du mémoire de 1897 suffisent parfaitement, si l'on admet qu'elles ne montrent que les chromosomes qui ont pu être dessinés sans trop encombrer les figures. Mais il faut ajouter que cette planche contient, entremêlées, des figures de spermatogonies et des figures d'auxocytes. Celles qui d'après mes nouvelles recherches se rapportent aux spermatogonies sont les fig. 1 à 5 (ici une lacune qui devrait montrer des prophases), puis 16 à 29. Les autres représentent des auxocytes.

2. Les auxocytes.

J'entends par « auxocytes » les cellules de la dernière génération des spermatogonies. Elles montrent les caractères suivants. Elles sont d'abord très petites, comme les spermatogonies, mais elles sont destinées à subir un accroissement très grand, d'où le nom que je leur ai donné. Pendant cet accroissement, elles montrent les phénomènes de conjugaison de leurs chromosomes que nous allons étudier. Et elles ne se divisent plus à la manière des spermatogonies des générations précédentes, mais selon le mode hétérotypique.

Les auxocytes très jeunes ne se laissent pas distinguer avec certitude des spermatogonies ordinaires. Aussi je n'ai pas la prétention de suivre les télophases de la dernière division spermatogoniale pour montrer de quelle façon il en sort une cellule ayant les caractères reconnaissables d'un auxocyte. C'est une étude qui ne serait sans doute pas impossible, mais qui serait certainement extrêmement difficile; et je crois qu'il vaut mieux attendre qu'elle ait été faite d'une façon satisfaisante sur un objet possédant des cellules plus volumineuses que celles de l'escargot.

3. Le peloton grêle ou non orienté.

Les auxocytes, pris au premier moment de leur évolution où l'on puisse les distinguer avec certitude des spermatogonies ordinaires, ont l'aspect représenté dans la FIG. **1**. Ce sont des cellules piriformes, encore très petites, mesurant au plus 16 microns de longueur et 12 de largeur. Le noyau est relativement très volumineux, remplissant le corps de la cellule au point de ne laisser autour de lui qu'une couche de cytoplasme si mince qu'elle est souvent à peine visible. Il possède une membrane évidente; mais le cytoplasme, très délicat, ne montre très souvent aucune membrane cellulaire visible. Le noyau est rempli entièrement, jusqu'à la membrane de toutes parts, d'un élément filamenteux. Cet élément forme un peloton très serré, dont je ne puis dire s'il est composé d'un seul filament continu, ou de nombreux filaments à bouts libres. Il a une épaisseur de 0,25 μ à 0,4 μ environ. Il est apparemment cylindrique (pas rubané). Il est excessivement onduleux; et ses incessants repliements et croisements donnent lieu à des superpositions optiques qui simulent des nœuds ou des microsomes. Mais en réalité il ne contient, pour autant que j'ai pu voir, ni microsomes ni nœuds. Le noyau contient en outre certains blocs informes de chromatine qui sont en rapport avec l'élément filamenteux, qui me fait l'effet d'en sortir par une sorte de déroulement, comme cela a été décrit pour les urodèles par JANSSENS. Il est lisse, c'est-à-dire qu'il ne montre pas de brides ni d'épines ni autres aspérités, FIG. **1***a*. Et à ce stade il est apparemment d'un calibre à peu près uniforme partout.

Je n'ai pas remarqué de nucléoles dans les noyaux à ce stade; mais je n'entends pas dire par là qu'ils n'existent pas. L'élément nucléinien est donc ici un *peloton*, — discontinu ou non, — et *non un réseau*.

La figure dessinée montre à la base du noyau, dans le cytoplasme, un très petit granule sidérophile, situé dans une aréole claire. Je ne saurais dire si ces cellules possèdent toujours ces formations. Je n'ai pas fait de recherches spéciales à ce sujet, car je me suis limité à l'étude de l'élément nucléinien; et j'en fais mention seulement pour mémoire.

Nous pouvons dire que, en comparaison des phases qui vont suivre, le peloton ne montre *pas d'orientation* quelconque; cependant la figure montre déjà des *indices* d'une orientation à venir, en tant que les anses du peloton qui s'observent vers les bords du noyau montrent une tendance à courir selon des méridiens du noyau.

4. Le bouquet grêle ou leptotène, FIG. 2.

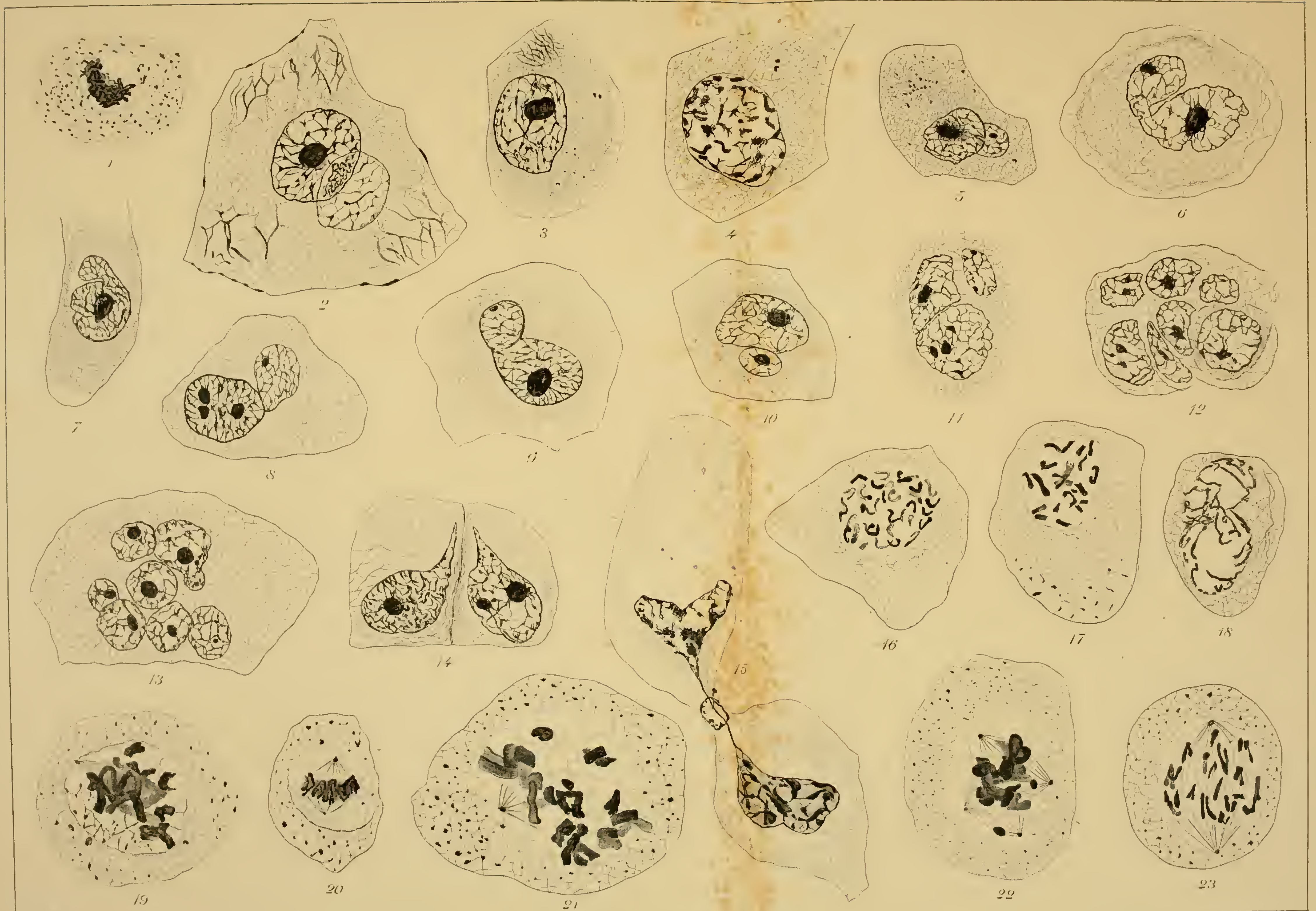
Les indices d'orientation mentionnés dans le précédent paragraphe s'accentuant, le peloton passe à l'état de *bouquet*. Il parait, selon l'expression fort juste de JANSSENS, subir une sorte de peignage vers une plage définie du noyau, vis-à-vis de laquelle se trouve dans le cytoplasme habituellement le Nebenkern, et souvent (je ne sais si c'est toujours ainsi), un petit corpuscule sidérophile entouré d'une aréole claire. J'appellerai cette région la base du noyau, et la région opposée le *sommet*. (La base du noyau ne correspond pas du tout toujours à la base de la cellule, marquée par le moignon du fuseau de la dernière division.) Par suite de ce peignage, le peloton se trouve transformé en un bouquet d'anses qui convergent vers le centre de cette plage (ou, pour être plus exact, vers un point situé dans le cytoplasme un peu en dehors de cette plage).

A ce moment, toutes les portions de l'élément filamenteux qui aboutissent à la plage basale montrent des *bouts libres*. Mais au sommet du noyau on ne constate point de bouts libres. Et en étudiant des coupes très minces de noyaux à ce stade, FIG. 2, cellule de droite, on peut constater qu'à partir de chaque bout libre l'élément filamenteux monte vers le sommet du noyau en une ligne droite (ou légèrement arquée suivant la courbure du noyau), et qu'arrivé là il se jette en des circonvolutions plus ou moins étendues, pour redescendre de nouveau en ligne droite jusqu'à la plage basale et s'y terminer en un deuxième bout libre. Le peloton — continu ou non, nous avons laissé cette question ouverte, — du stade précédent s'est donc transformé en un bouquet d'anses grêles dont les branches convergent toutes vers la base du noyau.

Ce serait fort difficile de compter le nombre de ces anses avec exactitude; je ne l'ai jamais fait. Mais une étude attentive des images montre qu'il ne s'éloigne pas beaucoup de 48. Et l'étude des phases suivantes montre avec certitude qu'il est de 48 exactement. Nous sommes donc en mesure de dire que le bouquet grêle est composé de 48 *chromosomes* très grêles [1].

[1] Dans mon mémoire de 1897, p. 221, j'ai fait une distinction entre des « segments chromatiques » et des « chromosomes », appelant du premier nom les « tronçons primordiaux, encore inégaux et hérissés d'aspérités, qui résultent de la segmentation du boyau nucléinien », et du second les éléments plus réguliers et plus compacts auxquels ces segments se réduisent avant d'entrer dans la couronne équatoriale. Mais je me suis aperçu que cette distinction présuppose l'existence d'un boyau nucléinien continu, supposition qui maintenant me paraît, pour dire le moins, douteuse. Il me semble donc qu'il vaut mieux dire « chromosomes » simplement, la supposition la plus naturelle étant que nous sommes en présence des 48 chromosomes de la dernière télophase, allongés et atténués.

Planche I



ad nat. del. — Lith. De Tollenaere frères Brux. — F. Bormans Sculp.

Planche II

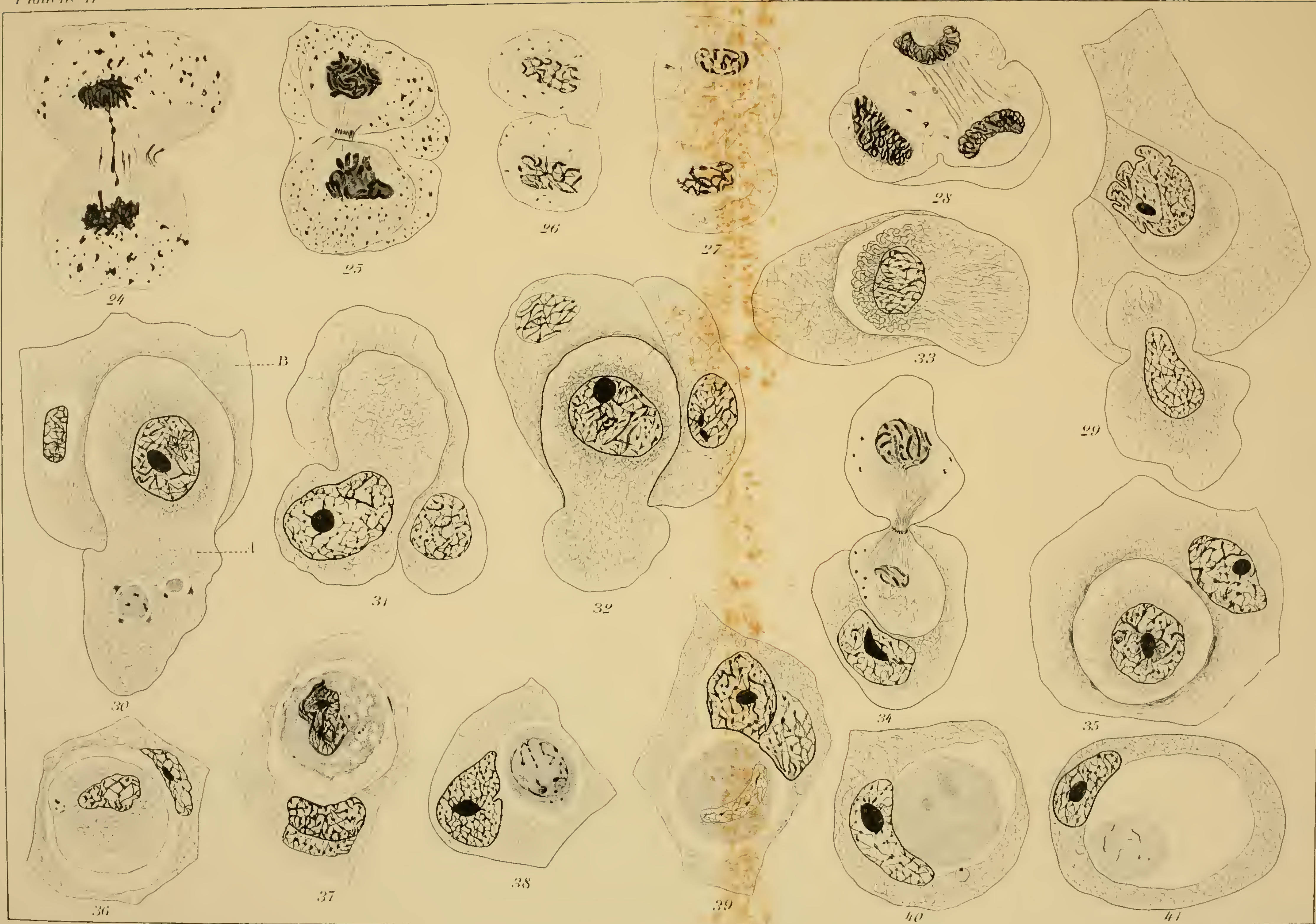


Planche III



Le noyau à ce stade est en général un peu plus grand que celui du stade précédent, ayant un diamètre de 11 μ ou même 12 μ au lieu de 9 μ ou 10 μ. L'élément nucléinien a aussi un peu grossi, les anses chromosomiques mesurant jusqu'à 0,4 μ en épaisseur. Elles sont souvent assez noueuses; mais elles ne sont pas » moniliformes » dans le sens d'être composées de grains d'une substance d'une sorte portés sur un axe de substance d'une autre sorte. Je n'ai constaté cette structure à aucun moment de l'évolution de l'élément nucléinien.

Au sommet du noyau, où les anses chromosomiques ne se sont pas encore rectifiées, on observe encore des blocs de nucléine semblables à ceux qui existent dans le peloton non-orienté. Mais au fur et à mesure que le bouquet se régularise, ces blocs disparaissent.

J'ai souvent observé de petits nucléoles dans des noyaux de ce stade; et j'en ai dessiné un dans la FIG. 3 (en haut, à droite).

La membrane nucléaire (peut-être en conséquence de l'agrandissement du noyau) est le plus souvent très mince, quelquefois invisible. L'élément nucléinien remplit entièrement le noyau et, dans les cellules bien fixées, ne montre aucune » contraction synaptique » ([1]).

A noter, comme caractère très général de ce stade et du suivant, que les chromosomes paraissent comme divisés en deux groupes par un espace clair (visible dans la FIG. 2, cellule de gauche). Je pense que cela est dû au » corps hyalin » ou » hyaloplaste » dont j'ai fait mention à plusieurs reprises dans mes mémoires précédents. Dans les vues polaires il se montre souvent avec beaucoup d'évidence, comme on le voit dans la FIG. 5.

Si le bouquet grêle se rattache au peloton grêle par la disposition pelotonnée des anses vers le sommet, et par la persistance des blocs amorphes de nucléine, il se rattache au stade suivant, ou zygotène, par un *commencement de parallélisation* de ses chromosomes, ainsi que cela se voit dans la FIG. 2, cellule de droite, et dans la FIG. 3, qui représente une coupe d'un noyau au même stade, mais un peu plus avancé.

A noter que tous ces stades chevauchent les uns sur les autres. Il n'y a peut-être pas de peloton grêle qui ne montre quelque trace d'orientation, ni de bouquet qui ne montre quelques parallélisations, ni de bouquet paral-

([1]) J'ai suffisamment expliqué — op. cit., p. 218 — que les figures qui montrent un élément filamenteux fortement contracté en un grumeau à la base du noyau sont pathologiques. Le fait que d'autres auteurs n'ont pas fait les observations sur lesquelles je me suis basé n'y change rien.

lélisé qui ne montre quelque commencement d'entrelacement d'éléments parallélisés, chevauchant ainsi sur le stade amphitène.

Ce qui, surtout, distingue le bouquet grêle ou leptotène du bouquet zygotène qui y fait suite, c'est que dans le premier les branches des chromosomes, tout en étant *convergentes* vers la base du noyau, demeurent à peu près équidistantes entre elles; tandis que dans le noyau zygotène leur parallélisme est évident, et les chromosomes parallélisés sont nettement *rapprochés par paires*.

A noter aussi que les chromosomes sont selon toutes les apparences *cylindriques*, et non en forme de rubans. Les dénominations de lepto*tène*, zygo*tène*, etc., sont donc, du moins pour les chromosomes de l'escargot, fautives; c'est lepto*nème* et zygo*nème* qu'il faudrait dire.

5. Le bouquet à chromosomes appariés ou zygotène, FIG. 4.

Le bouquet leptotène développé montre déjà, comme nous l'avons vu, un commencement de *parallélisation* des branches de ses chromosomes. C'est-à-dire que l'on observe par places des portions de chromosomes qui, tout en étant orientées vers la plage basale, sont manifestement parallèles entre elles. Ce parallélisme se montre d'abord seulement entre un petit nombre de chromosomes, et seulement sur des longueurs peu considérables de leur trajet, FIG. 2 et 3. Mais graduellement il s'étend à un plus grand nombre de chromosomes, et les intéresse sur une plus grande longueur. Et finalement, FIG. 4, il arrive à intéresser tous les chromosomes d'un noyau, et cela sur toute leur longueur. Et en même temps que les chromosomes se parallélisent, ils se *rapprochent par paires*. Dans le bouquet leptotène les chromosomes sont très rapprochés, se touchant presque. Cependant ils sont demeurés équidistants — d'où il résulte que les noyaux, obstruant partout de façon égale le passage de la lumière, montrent un fond sombre. Mais dans le bouquet zygotène les chromosomes ne sont plus équidistants, mais, étant rapprochés par paires, laissent entre ces paires des espaces relativement vides, par lesquels la lumière passe plus librement; et il en résulte que le fond du noyau paraît moins sombre que dans le bouquet leptotène.

Les chromosomes à ce stade me paraissent être, en général sinon toujours, un peu plus noueux ou variqueux que dans le stade précédent. Mais je ne voudrais pas attacher une trop grande importance à ce caractère, qui

peut-être n'a pas de signification spéciale pour le processus de la conjugaison, et peut être purement accidentel.

Les dimensions des cellules et de leurs éléments sont les mêmes que dans le stade précédent; et en somme il ne s'y est pas opéré d'autre changement que la parallélisation plus étendue des chromosomes, et leur rapprochement par paires.

J'avertis que ce stade peut être confondu avec un stade qui lui ressemble d'une manière superficielle, mais qui est fort éloigné de lui dans la série des phénomènes, un stade qui fait suite au bouquet „ épais „, et qui prélude au stade strepsitène des auteurs. J'ai donné en la FIG. 16 un dessin d'une cellule à ce stade. Je n'essaierai pas de le décrire ici, préférant me réserver de le faire dans un autre travail. Mais j'indiquerai d'une façon sommaire quelques caractères par lesquels il me paraît se distinguer du stade zygotène. La cellule est sensiblement plus grande (celle qui a été dessinée est exceptionnellement petite pour une cellule de ce stade). Les chromosomes sont très fortement variqueux, et de plus montrent, à de forts grossissements, des brides ou ponts assez nombreux les reliant entre eux par places; ce qui n'est pas le cas, au même degré, pour les cellules zygotènes. Ils sont souvent tordus sur eux-mêmes, et montrent un certain aspect chiffonné que l'on ne remarque pas dans les chromosomes zygotènes. Le noyau contient en outre toujours trois ou quatre nucléoles, beaucoup plus gros que ceux des zygotènes. L'orientation vers la plage basale est aussi beaucoup moins étroite; il y a dans le noyau un aspect de *détente*. En un mot, ce sont des noyaux qui ne sont pas des prodromes des noyaux „ pachytènes „, mais des noyaux à anses „ pachytènes „ qui sont en train de se dérouler, ou qui viennent de se dérouler.

6. L'hyaloplaste et le chromoplaste.

Les noyaux zygotènes aussi bien que les leptotènes contiennent (toujours, à ce que je crois) la formation que dans mes mémoires précédents [1] j'ai appelée corps hyalin, ou hyaloplaste. Ce corps est surtout évident dans les vues polaires. J'en ai figuré un dans la FIG. 5, qui donne une assez bonne idée de son apparence. Je regrette que je n'ai rien pu découvrir de plus à son sujet.

[1] Op. cit., p. 214. — *Le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique;* La Cellule, t XX, fasc. 1, p. 183. — *L'évolution du spermatozoïde de l'Helix pomatia;* La Cellule, t. XXI, fasc. 2, p. 406.

Ces noyaux contiennent aussi (toujours, à ce que je crois) une autre formation remarquable et intrigante, FIG. 6. C'est un corps sphérique ou ovale, qui ressemble un peu à un nucléole, mais est beaucoup plus gros, de 4 μ et même 5 μ en diamètre, au lieu de 2 μ au plus pour les nucléoles. Il se colore par l'hématoxyline ferrique en gris pâle, et non en noir foncé comme les nucléoles. Il a un aspect homogène semblable à celui des nucléoles. Il montre le plus souvent une tache centrale claire. Dans l'exemplaire que j'ai dessiné cette tache se montre à gauche, et fait l'effet d'une fenêtre menant à une cavité. Le corps sphérique est toujours blotti au centre du bouquet. Des chromosomes longent sa surface et y adhèrent. Comme il est toujours très masqué par ces chromosomes, on n'arrive presque jamais à le voir un peu nettement. C'est pour cela que je n'ai osé en donner qu'un seul dessin, fait d'après un exemplaire, le seul que j'ai vu, qui se trouvait dans une calotte de noyau si mince qu'il était à peine recouvert par un ou deux chromosomes.

Je trouve ce corps habituellement avec certitude dans les noyaux leptotènes et zygotènes; pour les stades ultérieurs je ne saurais dire.

Il me semble que ce corps doit représenter la formation décrite par Eisen et par Janssens [1] sous le nom de chromoplaste. Je soupçonne qu'il a quelque relation avec l'hyaloplaste, car il m'a semblé plusieurs fois que je l'avais vu coiffant une des extrémités de ce corps. Je soupçonne aussi qu'il joue un rôle dans l'orientation du bouquet — et peut-être dans la torsion et l'entrelacement des chromosomes; mais je n'ai rien pu découvrir de plus à son sujet.

7. Le bouquet mixte ou amphitène, FIG. 7 et 8.

Aussitôt que tous les chromosomes se sont appariés — ou même avant, comme l'indique la FIG. 7, on voit débuter un processus d'*entortillement* des chromosomes appariés. Les deux chromosomes d'une paire s'entortillent étroitement l'un autour de l'autre, à la manière des torons d'une corde, comme le montre la FIG. 8 en *a* et *b*. Cet entortillement ne se produit pas en même temps sur tous les chromosomes d'un noyau. Et il ne se manifeste pas tout d'un coup sur toute la longueur d'une paire de chromosomes, mais se manifeste d'abord vers une de leurs extrémités, ou vers leur milieu,

(1) Eisen : *The Spermatogenesis of Batrachoseps;* Journ of Morphology, t. XVII. — Janssens : *L'évolution des auxocytes mâles du Batrachoseps;* La Cellule, t XXII, fasc. 1, p. 389.

et de là gagne graduellement toute la longueur des chromosomes. Il en résulte que pendant les premiers stades de l'entortillement le bouquet se montre amphitène ou mixte; c'est-à-dire qu'il montre en même temps des éléments simplement appariés parallèlement, et des éléments entortillés.

Les portions entortillées le sont à ce stade très étroitement, plus étroitement que dans le bouquet « épais » ou plectanème. Nous reviendrons sur le sujet du mode de torsion en parlant des anses plectanèmes.

D'après Janssens, à qui nous devons le terme de bouquet amphitène, et qui a été, je crois, le premier à appeler l'attention sur ce stade, l'entortillement commencerait toujours par les bouts libres des chromosomes, c'est-à-dire par la base du noyau, et de là gagnerait graduellement le sommet du noyau. De sorte qu'il peut arriver qu'en cachant la base d'un de ces noyaux on croit voir un noyau leptotène; tandis qu'en en cachant le sommet on croit voir un noyau « pachytène ». Je dois dire que je n'ai pas trouvé cette disposition chez l'escargot. Là, s'il y a une région plutôt qu'une autre où l'enroulement commence, il me semble que ce serait le sommet plutôt que la base (voyez la fig. 7). Mais je suis porté à croire qu'il n'y a pas de règle, et que la torsion entre en jeu sporadiquement, tantôt ci tantôt là, dans le noyau.

L'enlacement des portions entortillées des chromosomes est si étroit à ce stade qu'elles font le plus souvent l'effet d'un seul chromosome épais. Et lorsqu'on est en présence d'un bouquet vu par un de ses pôles, on a des images très intrigantes. On ne sait souvent pas si l'on a affaire à un bouquet leptotène ou à un bouquet pachytène. J'ai dessiné deux de ces images dans mon mémoire de 1897, fig. 14 et 15, sous le nom de figures en roue. J'ai expliqué alors les portions épaisses comme dues à une contraction de chromosomes grêles; ce qui n'est nullement le cas.

Les auxocytes à ce stade sont devenus un peu plus gros que les tout jeunes par lesquels nous avons commencé, mais pas beaucoup. Leurs noyaux se sont un peu dilatés, atteignant ainsi un diamètre de 11 μ. Les chromosomes n'ont pas changé de dimensions ni d'aspect (sauf les parties enroulées) en comparaison de ceux du stade précédent. Ils peuvent à la vérité montrer un léger épaississement, mais cela n'est nullement toujours le cas. Ce point est du reste très difficile à décider, car l'épaisseur des chromosomes varie d'une façon notable de préparation à préparation (selon le mode de fixation), d'animal à animal, et de colonie à colonie.

8. Le bouquet plectanème
(bouquet épais ou pachytène des auteurs).

Tout en étant peu amateur des néologismes, je crois utile de proposer le terme de *plectanème* pour désigner ce stade. Le terme de pachytène, dû à von Winiwarter, consacre une idée fausse. Les chromosomes à ce stade ne sont nullement plus épais que ceux des stades précédents. Et pour ce même motif les termes de bouquet épais et anses épaisses ne valent guère mieux. Je propose donc de dire plectanème (de πλεκτανάω, tresser), qui signifierait *filament tressé*, et qui indiquerait que les anses du bouquet sont composées de chromosomes tressés ensemble par paires.

Je crois utile de distinguer deux sortes de bouquets plectanèmes; le bouquet *serré* ou *tassé*, fig. **9**, et le bouquet *étalé* ou *relâché*, fig. **11** à **15**.

Dans l'un et l'autre le bouquet est formé entièrement d'anses composées chacune de deux chromosomes étroitement enroulés l'un autour de l'autre — résultat de l'achèvement du processus d'enroulement que nous avons vu débuter au stade amphitène. Le bouquet tassé se distingue à première vue du bouquet étalé par une plus grande approximation de ses anses. Celles-ci sont presque à contact avec leurs voisines sur toutes leur longueur. Leurs branches ascendantes et descendantes, ou extérieures et intérieures, sont plus rectilignes que dans le bouquet étalé; de sorte que tout le bouquet a plutôt la forme d'une colonne très courte, ou d'un champignon. Les éléments des anses sont aussi plus étroitement enroulés que dans le bouquet étalé. Et en conséquence de ce tassement des anses et de cette étroitesse de l'enroulement de leurs éléments, les anses retiennent plus fortement la couleur dans des colorations régressives que ne le font celles des bouquets étalés. Il en résulte que toute la figure est colorée d'un noir beaucoup plus intense dans les coupes.

Les branches extérieures des anses étant presque rectilignes ne touchent pas la membrane nucléaire sur toute leur longueur, mais laissent un espace entre elles et la membrane; de sorte que le bouquet ne remplit pas entièrement le noyau, même latéralement, mais est un peu concentré vers son axe.

Les anses les plus longues se montrent souvent au sommet du bouquet jetées en des plis brusques et rectilignes, fig. **9**; tandis que dans le bouquet étalé elles se montrent plutôt déployées en de grands arcs bien courbés, fig. **11**.

Dans le bouquet étalé les anses sont beaucoup moins concentrées vers l'axe, les extérieures suivent en de grandes courbes gracieuses le contour

du noyau, elles sont moins rapprochées les unes des autres, laissant des espaces considérables entre elles; et les plus grandes se jettent à travers le sommet en de grandes voutes qui peuvent montrer des flexuosités secondaires, mais pas des aplatissements comme celles des bouquets tassés. Toute la figure a donc un aspect plus étalé, un aspect d'un commencement de détente. Cette détente se révèle aussi dans la constitution des anses. Leurs éléments sont moins étroitement enroulés, ils retiennent moins la couleur, et toute la figure paraît dans les coupes beaucoup plus claire.

Je crois que ces différences ne dépendent pas de l'action des réactifs. Car on trouve côte à côte, dans la même coupe, des colonies dont tous les bouquets sont tassés, et d'autres dont tous sont étalés. On trouve également quelquefois dans une même colonie des bouquets amphitènes et des bouquets tassés, mais non des bouquets étalés. Je crois donc que le bouquet tassé est le stade qui suit immédiatement le bouquet amphitène et qu'il marque le *point culminant* du processus de l'*association* des chromosomes — le bouquet étalé marquant le début du processus du déroulement qui suit.

Le noyau contient (certainement pour les bouquets étalés, probablement pour les bouquets tassés) trois ou 4 nucléoles assez beaux. Je crois qu'il y en a toujours quatre.

Les cellules dans les deux cas sont devenues sensiblement plus grandes que dans les premiers stades, comme on peut le voir en comparant les FIG. **9** et **11** avec la FIG. **1**. La membrane nucléaire existe, quoique souvent fort mince. Les noyaux ne sont pas beaucoup plus gros que ceux des stades jeunes.

Il est facile de voir que les anses ne sont pas toutes de la même longueur, même approximativement. On en trouve toujours au moins une tout à fait petite, de 2 à 3 μ seulement de hauteur (j'en ai dessiné une dans la FIG. **11**, tout à fait à gauche en bas, mais je doute qu'on puisse la distinguer dans la gravure). Il y en a aussi toujours au moins deux très grandes, si grandes qu'elles traversent tout le sommet du bouquet et font tout le tour du noyau. Je soupçonne qu'il y a toujours quatre de celles-ci. J'en ai dessiné trois dans la FIG. **11**, et j'en avais déjà dessiné au moins deux dans la fig. 8 de mon travail de 1897. Le reste des anses, qu'on peut appeler moyennes, sont de taille assez égale. En étudiant les bouquets leptotènes, on constate, quoique moins facilement, pareil fait. Il semble donc indiqué de conclure que les anses plectanèmes d'une catégorie — naine ou géante ou moyenne — proviennent de l'enroulement de chromosomes leptotènes

de la même catégorie. Il ne saurait guère en être autrement; un chromosome leptotène de 3 μ de longueur et un autre de 25 μ ou 30 μ de longueur ne pourraient pas donner par leur enroulement une anse ayant le calibre régulier que montrent les anses plectanèmes achevées.

On retrouve cette différence de taille dans les chromosomes de la couronne équatoriale de la division hétérotypique; elle est plus accentuée que ne le ferait croire les figures de la Pl. II de mon travail de 1897.

Les anses sont au nombre de 24; et elles se terminent à la plage basale par des *bouts libres* — comme je l'ai dit et figuré dans mon travail de 1897. Je pensais alors qu'elles étaient des éléments indivis; et comme je pensais aussi que les cellules dans lesquelles elles se trouvent étaient des spermatogonies ordinaires, je me suis servi de ce fait pour m'aider à établir le chiffre chromosomique des spermatogonies, que j'ai été amené en conséquence à fixer à 24. Cette conclusion a été critiquée par un auteur — je ne puis me rappeler lequel — qui a mis en avant que je n'étais pas fondé à compter les anses pour établir le chiffre des chromosomes, vu que ces anses n'étaient pas libres à la plage basale, mais n'étaient que des portions d'un spirème continu. Cependant les choses sont bien comme je l'ai dit : les anses se terminent, toutes, à la base par des bouts parfaitement libres. Il y a très souvent, je le sais, des apparences de continuité d'une anse à une autre; mais ce ne sont que des apparences. Lorsqu'on parcourt des coupes avec un grossissement faible ou moyen, on rencontre assez fréquemment des images qui font croire au premier abord qu'une branche d'anse, après être descendue jusqu'à la plage basale, s'y réfléchit à angle brusque et remonte sous la forme de branche d'une autre anse. Mais en recourant à un grossissement suffisant, on reconnaît toujours que c'était là une illusion. Cette illusion est due, dans la grande majorité des cas, à des superpositions optiques. Nous avons affaire à 48 bouts, d'une épaisseur de 0,5 μ à 1 μ, rassemblés en une plage circulaire d'un diamètre de 7 μ à 8 μ. Ce serait étonnant qu'il ne s'y produisit pas de très fréquentes superpositions optiques très exactes. J'en ai dessiné un cas dans les FIG. **14** et **15**. En parcourant des coupes avec un grossissement de 750 diamètres j'avais été frappé par l'image de la FIG. **14**, qui faisait à s'y méprendre l'effet d'une grande anse jetée en quatre boucles et touchant la base en trois points, sans aucune discontinuité; et au-dessus de celle-là une anse étalée en pont, avec deux bouts libres. Mais l'emploi d'un grossissement de 1500, avec une ouverture de 1.40, m'a donné immédiatement l'image de la FIG. **15**, c'est-à-dire celle de cinq anses avec dix bouts parfaitement libres.

Deux autres circonstances peuvent contribuer à faire naître l'impression d'une continuité des anses. L'une est que les anses (surtout des bouquets étalés, beaucoup moins chez les bouquets tassés) sont très souvent reliées entre elles par des brides ou ponts d'une substance visqueuse qui les recouvre. Et lorsqu'on voit un de ces ponts reliant l'extrémité d'une anse à l'extrémité d'une anse voisine, on peut être tenté de croire que les deux anses, effilées, sont continues en cet endroit. L'autre est que les noyaux des bouquets étalés sont dans un certain état de tension ; il y a une poussée de dedans en dehors, et la membrane tend à se gonfler. Mais les anses qui descendent le long de la membrane y adhèrent, retenant la membrane selon la ligne d'adhérence. Alors la membrane se bombe entre deux anses voisines, et la coupe optique de la voussure qu'elle fait en cet endroit peut donner l'illusion d'une continuité des deux anses.

Il est possible qu'une anse très longue puisse posséder une boucle secondaire assez longue pour descendre jusqu'à la base, et alors en effet il y aurait une ligne continue à la base ; mais il y aurait toujours deux bouts libres plus loin.

Il est possible aussi qu'une anse dont l'orientation est en retard vienne à traverser la plage basale. Mais à part ces exceptions on n'y voit que des bouts libres.

Il en est de même chez les urodèles, si je puis en juger d'après ce que j'ai vu chez les tritons. On fera peut-être bien — puisque la question est bien un peu plus délicate qu'elle n'en a l'air — de comparer ce qu'en a dit Janssens dans son travail *L'évolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus ;* La Cellule, t. XXII, fasc. 2, pp. 394, 399 et 400.

Ce que je viens de dire des bouquets plectanèmes s'applique également aux bouquets leptotènes. Je n'admets pas qu'il puisse être question, chez l'escargot, d'un spirème continu à aucun stade ultérieur à celui de peloton non orienté, FIG. 1, stade pour lequel nous avons laissé cette question ouverte. Si jamais il y a eu un peloton continu dans ces cellules, il s'est segmenté en chromosomes avant l'achèvement de l'orientation en bouquet grêle.

Il nous reste à parler de la structure intime des anses.

Dans les bouquets tassés, ensuite du tassement des anses et de l'étroitesse de l'enroulement de leurs éléments, il est dans la très grande majorité des cas impossible de distinguer quoi que ce soit. On a l'impression d'éléments simples, indivis, assez rugueux et portant des aspérités, et voilà tout.

Mais en cherchant des cas favorables, des anses qui se sont dégagées du reste du bouquet et flottent libres dans la cavité nucléaire, ou en étudiant des coupes très minces, on arrive par ci par là à obtenir l'image de la FIG. **10**. Dans les bouquets étalés c'est beaucoup plus facile, et l'on obtient un peu partout des images comme celles des FIG. **11**, à droite, **12**, **13** et **15**. On y voit les deux chromosomes leptotènes — du même calibre que dans les bouquets leptotènes et ayant essentiellement le même aspect — étroitement enroulés l'un autour de l'autre. Ils sont contournés en des spires très nombreuses. Les anses les plus petites montrent 4 ou 5 de ces spires, les plus grandes 15 à 20, et plus. La hauteur des spires est à peu près égale à leur longueur. Elles sont assez régulières, de sorte qu'à un grossissement insuffisant (ou avec une définition défectueuse) les anses paraissent comme des cordons » moniliformes «, c'est-à-dire montrant une alternance assez régulière de renflements et d'étranglements. Les deux chromosomes passent simplement l'un autour de l'autre en spirale sans se confondre; et jamais, à aucun moment, même dans les enroulements les plus étroits du bouquet tassé, on ne voit rien qui puisse faire conclure à une fusion des deux éléments. Ils paraissent demeurer, selon l'expression fort juste de GRÉGOIRE, aussi distincts que deux doigts de la main enroulés l'un autour de l'autre. Mais en disant cela je n'entends pas nier qu'il ne puisse se produire entre eux, *par places* (surtout à un stade ultérieur), des fusions de la nature de celles postulées par JANSSENS dans son mémoire *La théorie de la chiasmatypie*; La Cellule, t. XXV, fasc. 2. Mais même en ce cas on aura toujours deux éléments anastomosés, et jamais un élément unique.

Dans les bouquets étalés (moins dans les bouquets tassés), les anses sont reliées entre elles, par places, par des brides ou ponts d'une substance évidemment visqueuse; et dans d'autres places portent de petites épines ou élévations coniques qui ne sont évidemment que des restes de ponts brisés. On trouve ces formations également dans les bouquets amphitènes et leptotènes, mais à un degré beaucoup moindre. Quelques auteurs les décrivent comme des » anastomoses « entre les chromosomes. Il me semble que cette dénomination est peut-être impropre. Car elle impliquerait une continuité entre la substance propre des chromosomes réunis. Or cela peut être le cas, mais ce n'est pas prouvé. Il me semble plutôt qu'il s'agit d'une substance extérieure aux chromosomes, un manteau ou un enduit exsudé par eux ou condensé sur eux, qui sert à les agglutiner en bouquet. Et que lorsque le bouquet se dilate, comme dans le passage du bouquet tassé au

bouquet étalé, ou que pour tout autre motif il se produit des dislocations dans une région quelconque d'un bouquet, cette substance est étirée par l'écartement des éléments et en s'étirant forme ces brides. Ce serait tout à fait controuvé de les prendre pour des organes de conjugaison, dans le sens de pseudopodes émis par les chromosomes.

Ces formations sont chez l'escargot beaucoup moins abondantes que chez les urodèles.

Le *sens de la torsion* des chromosomes dans les anses me paraît être toujours le même. Je l'ai toujours trouvé *dextrorse* (sens de la torsion d'un tire-bouchon). Une seule fois j'ai cru avoir devant moi une colonie dont les anses montraient une torsion sinistrorse; mais en en reprenant l'étude le lendemain, je n'ai pas pu vérifier cette observation. La question pourrait avoir de l'importance. S'il y a constance, est-ce que ce serait une constance pour toutes les cellules d'un individu? ou d'une espèce?

Les deux éléments enroulés montrent en général un degré de torsion approximativement égal pour chacun. Mais il arrive, par places, que l'un d'eux — peut-être plus tendu ou moins libre que l'autre lors de l'enroulement — ne montre qu'une spire très basse et longue là où l'autre en montre une très haute et courte. On a alors l'impression que la torsion ne porte que sur un seul élément, on croit voir un seul filament spiralé tournant autour d'un filament rectiligne ou presque rectiligne. Mais la règle est que les deux éléments participent également à l'enroulement; et il n'y a pas lieu de penser que l'un d'eux y joue un rôle plus actif que l'autre.

On trouvera plusieurs exemples de cette irrégularité dans les FIG. **11**, **12** et **13**.

En résumé, je constate de nouveau qu'il y a bien une conjugaison de chromosomes. Mais cette conjugaison se fait dans les auxocytes et non dans les spermatogonies des générations précédentes. Et elle ne se fait pas entre des chromosomes produits par la division d'anses pachytènes, car il n'existe pas de semblable division; mais entre des chromosomes qui se dégagent, sans division, du peloton grêle.

Pour compléter nos connaissances de ce sujet — et surtout pour savoir si la conjugaison que j'ai décrite est une phase du processus de la réduction numérique des chromosomes, — il faudrait pouvoir suivre les chromosomes

à travers le stade de grand accroissement (il y en a un, comparable à celui des ovocytes) jusqu'à la formation des dyades strepsitènes et la mise au fuseau des chromosomes de la division hétérotypique. C'est ce que j'ai quelque espoir de pouvoir faire dans un autre travail.

EXPLICATION DES FIGURES.

FIG. **1.** Auxocyte au stade de peloton non orienté, × 1500. A gauche, en *a*, un bout de peloton d'une cellule-sœur, × 3000. Liquide de GILSON, hématoxyline ferrique.

FIG. **2.** Deux auxocytes au stade de bouquet leptotène, × 1500. La cellule de gauche en coupe méridienne, celle de droite en calotte mince. Liquide de BOUIN, hémat. ferrique.

FIG. **3.** Bouquet leptotène à parallélisation commençante. × 1500. Coupe mince, on a dessiné presque toutes les anses qu'elle contient. Préparation comme pour FIG **2.**

FIG. **4.** Bouquet zygotène. × 1500. Coupe mince, presque toutes les anses dessinées. Préparation comme pour FIG. **2.**

FIG. **5.** Sommet d'un bouquet leptotène, en vue polaire, × 1500. On voit l'hyaloplaste couché à travers le peloton.

FIG. **6.** Chromoplaste, et quelques bouts de chromosomes, du sommet d'un bouquet leptotène, × 3000. Même prép. que FIG. **2.**

FIG. **7.** Deux auxocytes au stade de bouquet mixte, × 1500. *p*, les anses enroulées ou plectanèmes. Liquide de GILSON, hémat. ferrique.

FIG. **8.** Coupe mince d'un bouquet mixte, × 1500. 1, 2, 3, 4, anses enroulées. En *a* et *b*, deux anses de cellules voisines, en train de s'enrouler. Même prép. que FIG. **7.**

FIG. **9.** Auxocyte au stade de bouquet plectanème (ou « pachytène ») tassé, × 1500. Liquide de GILSON, hémat. ferrique.

FIG. **10.** Anse plectanème d'une autre colonie, au même stade, de la même prép., × 3000.

FIG. **11.** Auxocyte au stade de bouquet plectanème étalé, × 1500. A droite, l'anse marginale à droite du bouquet, × 3000. Liquide de GILSON, hémat. ferrique.

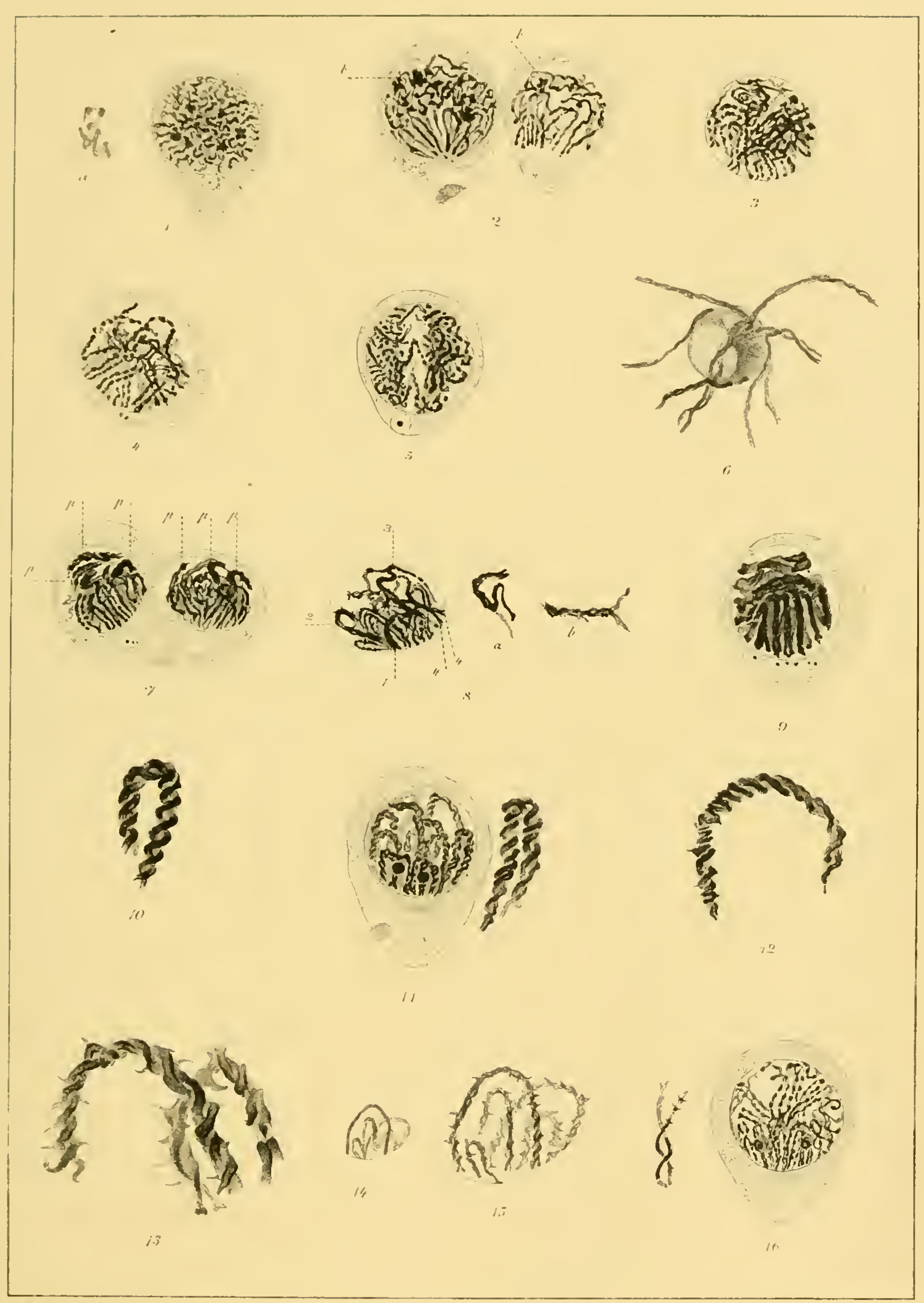
FIG. **12.** Étude d'une anse plectanème d'une autre cellule de la même série, × 3000. La torsion est encore plus régulière que ne le montre la figure.

FIG. **13.** Deux grandes anses plectanèmes, × 3000. Liquide de FLEMMING (c'est le fixateur qui conserve le mieux les dimensions des chromosomes, ce qui fait que ces anses paraissent plus grosses que celles des autres figures), hémat. ferrique. La plus grande de ces anses est de la catégorie des très grandes, la plus petite est une moyenne.

FIG. **14.** Portion d'un bouquet plectanème, × 750. Pour montrer une apparente continuité des anses au pôle du bouquet. Liquide picro-platin-osmique de VOM RATH, hémat. ferrique.

FIG. **15.** La même, × 1500, montrant cinq anses à bouts libres.

FIG. **16.** Auxocyte à un stade de déroulement post-plectanème, × 1500. A gauche, deux chromosomes en train de se dérouler, d'une cellule-sœur, × 3000. Liqueur de GILSON, hémat. ferrique.



... del. Lith. De Tollenaere Frères, Brux. F. Biessmann Sc.

Sur la structure spiralée ou discoïde de l'élément chromatique dans les glandes salivaires

DES LARVES DE CHIRONOMUS

PAR

H. BOLSIUS.

(Laboratoire de microscopie du Collège d'Oudenbosch — Hollande).

(*Mémoire reçu le 5 décembre 1910.*)

Sur la structure spiralée ou discoïde de l'élément chromatique dans les glandes salivaires DES LARVES DE CHIRONOMUS

La récente notice de Melle Dr M. A. van Herwerden sur les noyaux des *Chironomus* (¹) a ramené mon attention sur de belles préparations des glandes salivaires de ces Insectes (larves), exécutées autrefois au laboratoire de Louvain, sous la direction de mon regretté Maître, le Chanoine J. B. Carnoy. Elles remontent à plus de vingt ans, mais se trouvent admirablement conservées et j'ai pu en reprendre l'étude.

Cet examen n'a pas confirmé les données de van Herwerden, mais il corrobore pleinement celles de Carnoy sur la disposition de la chromatine dans les noyaux dont il s'agit. D'autre part, les figures de la notice mentionnée ci-dessus présentent des tronçons spiralés très nets, qui rendent exactement la réalité, comme j'avais pu le constater dans l'observation rapide de quelques préparations de l'auteur. Pour tirer au clair cette apparente contradiction, il fallait un examen comparatif plus sérieux.

Ensemble, Melle van Herwerden et moi, avec le concours de M. le prof. Pekelharing, qui avait bien voulu se joindre à nous, nous avons

(¹) Anat. Anz., Bd. XXXVI, N° 8/10, p. 193. — La présente note était rédigée quand nous avons eu connaissance du travail de Erhard : Ueber den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der Chironomus-larve: Arch. f. mik. Anat., 1910; quoi qu'il en soit de l'interprétation de l'auteur, notre description reste vraie : elle est d'ailleurs en harmonie avec les observations de Erhard.

étudié et comparé nos préparations respectives, au laboratoire de cytologie d'Utrecht.

Le résultat de ces discussions et démonstrations, c'est que la structure de l'élément chromatique ne semble pas être la même pour toutes les espèces de *Chironomus*. Tandis que, dans les préparations fraiches aussi bien que dans les coupes de matériel fixé, les objets présentés par le Dr VAN HERWERDEN montrent très clairement et indubitablement la structure *spiralée*, il est tout aussi clair et indubitable qu'il n'y a dans mes objets que la structure à *disques parallèles*.

* * *

La raison pour laquelle on peut parler de *diverses* espèces est d'abord que les glandes, dans mes préparations de Louvain, provenant des matériaux de CARNOY, et montrant les organes *in toto*, sont beaucoup plus grandes, près de deux fois plus grandes que celles des individus *à terme* du Prof. VAN HERWERDEN. A cette supériorité des dimensions générales correspond une supériorité du *nombre* des cellules et des noyaux glandulaires : ce nombre, d'après la communication verbale de Melle VAN HERWERDEN, faite lors de notre entrevue, est régulièrement d'environ 25 chez ses individus; chez les miens il oscille autour de 50 dans chaque glande, ainsi que le montrent les FIG. **1** et **2**.

Ce nombre à peu près double des noyaux, dans un organe où VAN HERWERDEN n'a jamais rencontré une cinèse, ni une multiplication de cellules, quoiqu'elle ait étudié des individus de stades très divers depuis la longueur de quelques millimètres jusqu'au développement complet, prouve bien, semble-t-il, que les espèces sur lesquelles nous avons travaillé ne sont pas les mêmes. C'est bien l'avis auquel tous trois nous nous sommes arrêtés, le Prof. PEKELHARING, le Prof. VAN HERWERDEN et moi.

Mes deux savants et bienveillants contrôleurs ont scruté à loisir, au moyen de l'apochrom. immers. hom. de ZEISS, les beaux noyaux du matériel de Louvain. Parmi les milliers d'endroits où la structure se dévoile nettement à cause de la direction bien perpendiculaire de la ligne visuelle sur l'axe du « boyau nucléinien », comme le nomme CARNOY, je choisis quelques exemples dans chacune des glandes représentées FIG. **1** et **2**; je pourrais en donner beaucoup d'autres que mes collègues jugeaient démonstratifs.

Le noyau marqué I de la FIG. 1 est reproduit dans la FIG. 3 de la planche.

Ce noyau peut être proposé comme un noyau-type. D'abord on y distingue facilement les quatre tronçons, I, II, III, IV, dont deux seulement se croisent à un endroit (I et IV), tandis que tout le reste est disposé sans se recouvrir. Nous avons achevé le dessin du tronçon I dans tous les détails qu'un grossissement moyen (Apochr. à sec, 3,00 mm. de ZEISS avec l'oc. comp. 4) permet de bien observer. La variété d'aspect de l'élément chromatique, en traits plus ou moins larges, plus ou moins rapprochés, plus ou moins foncés, ainsi que la différence de largeur transversale d'un tronçon normal, voilà ce qui saute aux yeux.

Dans le tronçon II une petite portion semble un peu anormalement étirée, ce qui fait diminuer la largeur transversale du tronçon, et augmente l'espace entre les traits chromatiques à cet endroit. — Un détail de structure tout à fait caractéristique a été représenté aussi vers l'extrémité gauche du tronçon II. Cette curieuse disposition demande à être étudiée séparément; nous voudrions y revenir dans un travail ultérieur. Elle n'entre pas dans le cadre de notre sujet présent.

Le tronçon III nous offre un détail qui, comme le précédent, n'est pas rare dans les noyaux de nos préparations. C'est la bifurcation d'une extrémité.

Ainsi dans ce noyau I de la FIG. 1, tel que nous le voyons dans la FIG. 3, se trouvent rassemblés tous les aspects, pour ainsi dire, qui se présentent dans tous les noyaux normaux réunis.

Pour étudier plus à fond la structure de l'élément chromatique, il est néanmoins nécessaire d'appliquer les grossissements plus puissants à des endroits singulièrement démonstratifs.

Dans le noyau, marqué II dans la FIG. 2, et esquissé dans la FIG. 4, plusieurs anses se présentent admirablement dans la direction voulue, surtout, le tronçon inférieur. Nous y avons marqué la région *a*, que nous reproduisons dans la FIG. 4*a* à un grossissement plus fort, pour montrer les détails de la structure. La chromatine s'y présente toujours en lignes sensiblement perpendiculaires à l'axe du tronçon.

Cette direction et la parfaite indépendance des lignes successives se retrouvent à des milliers d'endroits, lorsqu'on passe en revue les quelques cent noyaux des deux glandes, FIG. 1 et 2. Seulement, dans les courbures des anses, surtout quand elles se présentent avec la concavité ou la con-

vexité dirigées vers la ligne visuelle, les mêmes caractères n'apparaissent plus avec la même netteté, ce qui s'explique naturellement.

Le retour de la régularité, dès qu'un tronçon d'anse est couché dans le plan horizontal, impressionnait à tel point mes collègues Pekelharing et van Herwerden qu'ils m'ont autorisé à affirmer en leurs noms, que dans mes objets, c'est-à-dire dans les glandes salivaires des larves de *Chironomus* telles que les a eues sous les yeux J.-B. Carnoy, il n'est pas question de voir une spirale de chromatine enroulée sur une tige quelconque, mais que, à n'en pouvoir douter, il y a des traits indépendants.

Parfois les accidents de préparation nous dévoilent quelques détails qui, sans eux, seraient restés moins clairs ou même impossibles à débrouiller. Dans mes préparations, il y a de ces dérangements fort instructifs. La netteté de la séparation des bandes alternativement foncées et claires, que présentent tous les endroits comparables à celui dessiné fig. 4*a*, et la direction constante que garde chaque bande foncée (chromatine) lorsqu'on fait jouer la vis du microscope, prouvent l'absence de traits qui se souderaient dans un autre plan que celui qui est mis au point.

Cependant, lorsque les bandes de chromatine sont très rapprochées, ainsi que cela se voit très souvent, un observateur difficile pourrait objecter que le faible changement de direction nécessaire pour passer d'un trait à l'autre, a peut-être échappé à nos yeux.

N'insistons pas sur une première réponse tirée de ce fait que les bandes claires restent claires de haut en bas à tous les niveaux, ce qui serait impossible dans le cas où la spire de chromatine, fortement teintée de carmin, passerait diagonalement, sans être mise au point, à travers cette bande claire, pour réunir les deux parties foncées, car alors elle devrait nécessairement apparaitre teintée par transparence.

Les accidents de préparation fournissent des données encore plus expressives dans le même sens. Pour une cause ou une autre, le noyau reproduit sur la fig. 5, apparemment peu dérangé pour tout le reste, a l'extrémité de l'anse supérieure, en *a*, comme passée au laminoir. Ici, où le cylindre est aplati et réduit à l'état de plaque à bords minces, il faudrait voir nécessairement le zigzag des spires ramenées sur un même plan. Or, la fig. 5*a* ne nous dévoile que des lignes quasi parallèles, à extrémités libres, nullement des lignes se rejoignant alternativement.

Un autre accident est reproduit dans la fig. 6. Tout le noyau semble assez dérangé, et un tronçon de lacet est étiré outre mesure. Dans le milieu

du tronçon effilé, en *a*, nous constatons, à un grossissement suffisant, la structure que reproduit la FIG. 6*a*, c'est-à-dire des bandes absolument claires, élargies en proportion de l'étirement, et entre elles des bandes foncées de chromatine, restées parfaitement normales, élargies elles aussi, mais sans la moindre tendance à l'obliquité qui, dans une spirale, aurait été l'effet inévitable de l'étirement. On dirait qu'ici l'unique effet de l'action déformatrice a été le rétrécissement de la bande de chromatine, sans étirement longitudinal notable de sa masse.

Néanmoins un étirement longitudinal apparaît aussi de temps à autre. Nous le remarquons dans la FIG. 7. Le noyau dont il s'agit est passablement dérangé, et offre en *a* un tronçon descendant, oblique de droite à gauche, qui est étiré. En observant cette portion étirée à un grossissement plus fort, nous constatons un étirement partiel, que représente la FIG. 7*a*. Cette disposition s'explique encore naturellement, si nous admettons que, avant l'étirement, il se trouvait à cet endroit deux bandes assez larges de chromatine, comme celles qui se voient au milieu de la FIG. 4*a*. Là, les deux bandes semblent soudées partiellement en deux endroits. Si nous étirons le cordon, ces deux bandes, au lieu de se séparer complètement et de laisser une bande claire entre elles, s'éloigneront en demeurant unies par les traverses que nous retrouvons dans la FIG. 7*a*. Une spirale étirée ne saurait jamais donner cet aspect.

* * *

Reste encore à élucider la question de savoir si ce que nous avons appelé bande de chromatine est un simple anneau ou bien si, comme le veulent J.-B. CARNOY, BALBIANI, etc., c'est bien une plaque, ou un disque.

S'il s'agissait seulement d'anneaux, ces bandes chromatiques, vues obliquement, devraient montrer une perforation centrale. Or, dans les milliers d'endroits où nous les voyons obliquement, dans nos préparations, jamais il n'y a d'apparence de perforation, mais partout la coloration intense révèle la continuité depuis la périphérie jusqu'au centre.

Autre preuve, que soulignait expressément le Prof. PEKELHARING, lors de notre entrevue à Utrecht. Si les bandes n'étaient que des anneaux vus par la tranche, il faudrait que, dans les endroits tels que celui reproduit par la FIG. 4*a*, le jeu de la vis permît de remarquer deux points plus sombres,

correspondant au haut et au bas du pourtour annulaire, et pour le moins une coloration plus vague, correspondant au vide. Or, nous constatons que, dans nos objets, lorsque nous avons exactement la coupe optique centrale, cette partie centrale est aussi nettement délimitée et colorée que le bord supérieur et inférieur de la bande : en d'autres termes, nous avons affaire à un disque plein.

Pour corroborer cette conclusion, revenons encore à la FIG. 5*a*. La portion laminée, si elle provenait de cercles ou d'anneaux aplatis, devrait présenter des ellipses, bien que très allongées ; en réalité elle ne présente que des bandes indépendantes, nettement séparées de haut en bas. Ce sont donc des disques et non des anneaux qui ont été écrasés.

* * *

La conclusion immédiate de ces démonstrations s'impose : il y a, chez les différentes espèces de *Chironomus*, des structures très différentes de la chromatine, dans les glandes salivaires, structure en fil spiralé s'enroulant autour d'une tige achromatique, et structure en disques pleins alternant avec des champs achromatiques.

Il s'ensuit que les larves de *Chironomus* ne sont pas un objet apte à renforcer l'opinion que la structure spiralée de la chromatine serait un fait très général, dans les noyaux des deux règnes. Au contraire, la présence des deux structures, en spirale et en disque, dans les glandes salivaires d'espèces aussi rapprochées que les divers *Chironomus*, est plutôt la preuve du polymorphisme structural du corps chromatique.

* * *

En parlant soit de fil en spirale, soit de disque plein, ni M[elle] VAN HERWERDEN ni moi n'entendons affirmer que la chromatine, dans l'une ou dans l'autre forme, se présente comme une substance massive, compacte et homogène. Nous avons constaté tous deux que les puissants objectifs, p. e. l'immersion hom. apochrom. de ZEISS, résolvent ce fil et ce disque en grumeaux très fins et très rapprochés ; les particules de substance chromatique ne sont pas fondues, mais seulement tassées en fil ou en disque. Ceci soit dit sans préjudice d'une liaison par des substances achromatiques ou

non discernables pouvant unir entre elles des particules optiquement séparées.

Toute cette notice prouve évidemment combien il faut être prudent en fait de généralisations, et plus encore en fait de déductions théoriques. La nature ne s'adapte pas à nos conclusions; il faut que nos conclusions s'adaptent à la nature.

Oudenbosch, 30 novembre 1910.

EXPLICATION DES FIGURES.

NOTE. — *Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire et au niveau de la platine du microscope. — Exception faite pour les figures* **1** *et* **2**, *dessinées à l'aide d'un objectif achromatique, nous nous sommes toujours servi des apochromatiques de* ZEISS *avec les oc. compens.*

FIG. **1** et **2**. Les deux glandes salivaires *in toto,* provenant du même individu. Grossissement d'environ 35 fois. — Les gros points noirs indiquent la place et le nombre des noyaux facilement visibles; il y en a encore quelques autres plus ou moins cachés ou superposés dans l'épaisseur de la préparation. — Les chiffres *romains* marquent les noyaux figurés en détails sur la planche.

FIG. **3**. Noyau I de la fig. **1**, gross. environ 330 diam. (Apochr. à sec, 3.0 mm., avec oc. comp. 4). N. B. La membrane limitante du noyau n'est pas figurée ici. — I, II, III, IV indiquent les quatre tronçons indépendants. Dans le tronçon I, l'élément chromatique est représenté en entier; dans le tronçon II, deux endroits seulement sont indiqués avec leur structure.

FIG. **4**. Contours du corps chromatique du noyau marqué II dans la fig. **2**. Noyau normal. — Gross. environ 166 diam. (Apochr. à sec, 3.0 mm., avec oc. comp. 2).

FIG. **4***a*. Tronçon *a* de la fig. précédente. Disposition de la chromatine en disques d'épaisseur très inégale. Les disques se résolvent en grumeaux tassés mais distincts. — Gross. environ 1000 diam. (Apochr. imm. hom., 2.0 mm., avec oc. comp. 8).

FIG. **5**. Contours du corps chromatique du noyau marqué I dans la fig. **2**. L'extrémité supérieure d'une anse, en *a*, paraît laminée. Tout le reste est normal. — Gross. environ 166 diam., comme pour fig. **4**.

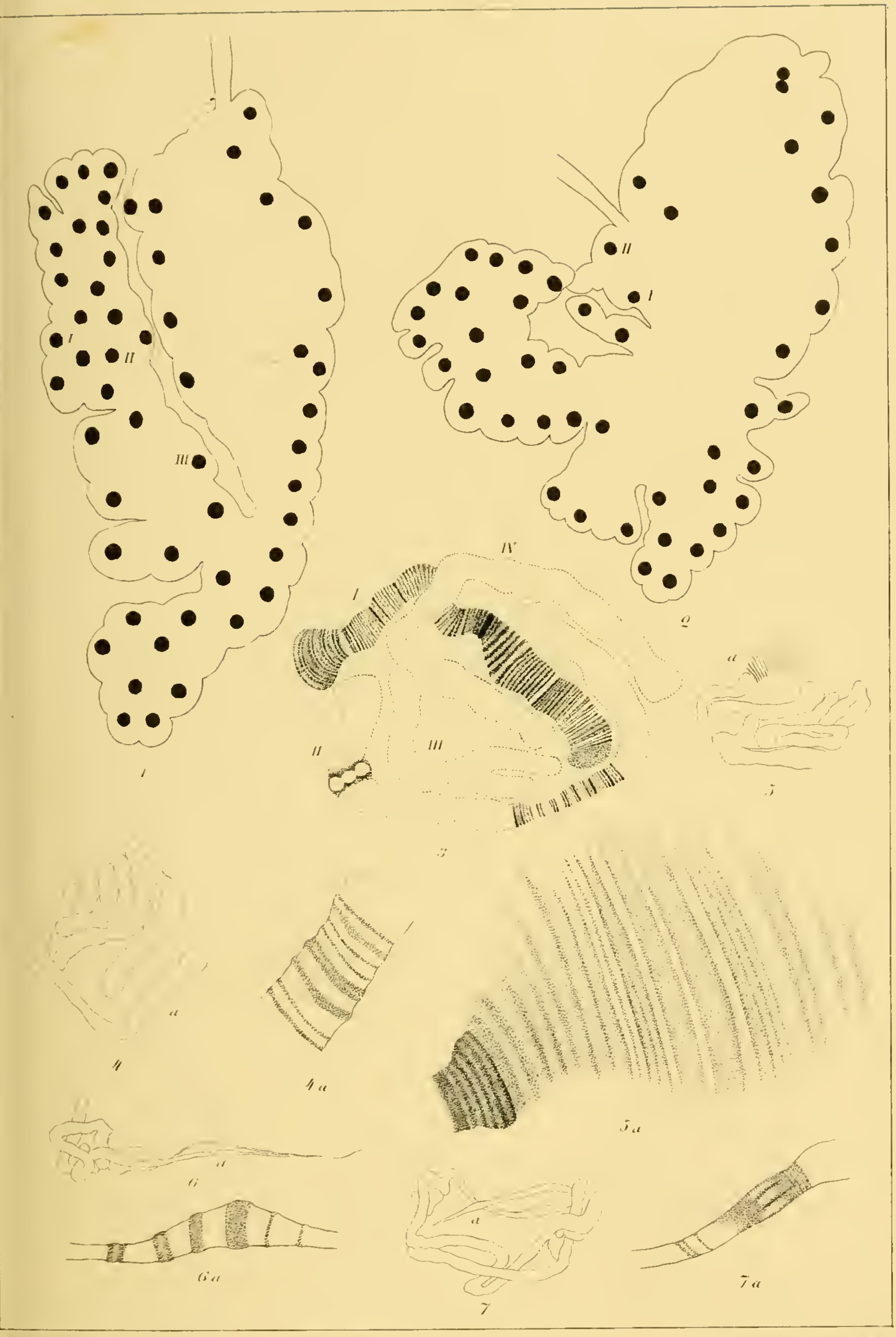
FIG. **5***a*. La portion laminée, *a* de la fig. précédente, est constituée de stries indépendantes, à bouts libres. — Gross. environ 1000 diam., comme pour fig. **4***a*.

FIG. **6**. Contours du corps chromatique du noyau marqué II dans la fig. **1**. D'un côté le cordon est fortement étiré, en *a*, par un accident de préparation. — Gross. environ 166 diam., comme pour fig. **4**.

FIG. **6***a*. Une partie du tronçon étiré, en *a* de la fig. précédente, où les disques, raccourcis en hauteur, étendus en largeur, sont très espacés mais nettement indépendants. — Gross. environ 1000 diam.; voyez fig. **4***a*.

FIG. **7**. Contours du corps chromatique du noyau marqué III dans la fig. **1**. — Tout le paquet formé par les anses est irrégulièrement partagé en deux amas, entre lesquels les tronçons supérieurs, en *a* surtout, ont été étirés. — Gross. environ 166 diam.; voyez fig. **4**.

FIG. **7***a*. Dans un des tronçons étirés, en *a* de la fig. précédente, deux disques, en s'écartant comme dans la fig. **6***a*, ont gardé quelques adhérences qui rappellent, en les exagérant, les dispositions du disque imparfaitement dédoublé au milieu de la fig. **4***a*.



del. ad nat. — Lith. T. Fenger frères Brux — F. Bless... Sculp.

Recherches sur les Coccidies

I. KLOSSIA HELICINA A. Schneider.

PAR

le Dr Paul DEBAISIEUX

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. LABORATOIRE DU PROFESSEUR GRÉGOIRE.

(*Mémoire reçu le 15 décembre 1910.*)

Recherches sur les Coccidies

I. KLOSSIA HELICINA A. Schneider.

INTRODUCTION.

Lorsqu'on étudie les travaux sur les protozoaires, on est frappé de la grande diversité qui, d'après les descriptions, existerait dans les détails de l'évolution, chez des espèces même fort voisines. Ce manque d'unité étonne, et les chercheurs sont en droit de se demander s'il ne doit pas être attribué à des divergences d'interprétation.

Nous nous sommes posé cette question pour la famille des coccidies en particulier, et nous avons entrepris des recherches simultanées sur quelques espèces de cette famille. Nous publions aujourd'hui les résultats que nous avons obtenus chez le *Klossia helicina* A. Schneider. Ils sont, croyons-nous, de nature à éliminer un certain nombre de divergences, mais non pas toutes.

L'objet que nous avons choisi pour cette première étude est l'un des plus aisés et des plus favorables. Il présente en effet une évolution relativement simple, et le matériel nécessaire à son étude est des plus faciles à se procurer.

Le *Klossia helicina* parasite le rein de l'*Helix nemoralis L.* Il s'y rencontre très fréquemment, abondamment et en toute saison. Cela nous a

permis d'étudier cette coccidie par des méthodes diverses : soit sur le vivant, soit sur des matériaux fixés, sur frottis et sur coupes.

Les fixateurs qui nous ont donné les meilleurs résultats furent le sublimé-alcool à chaud, les liqueurs de ZENKER et de BOUIN. Pour la coloration, nous avons employé surtout la méthode humide de GIEMSA (éosine-azur) et les procédés de BORREL (picro-indigo-carmin et rouge magenta), de HEIDENHAIN (hématoxyline au fer) et de DELAFIELD (hématoxyline).

Il est inutile d'insister ici sur l'évolution générale du *Klossia helicina*. Elle fut établie dans ses grandes lignes par LAVERAN en 1898. Nous ne ferons donc que la rappeler en deux mots. Le sporozoïte envahit la cellule épithéliale du rein, s'y accroît et subit des divisions schizogoniales qui aboutissent à la formation de mérozoïtes. Ceux-ci, tous de structure analogue, donnent naissance, les uns aux macrogamètes, les autres aux microgamétocytes. Les microgamétocytes se développent le plus souvent au contact de l'élément femelle, s'accroissent et donnent naissance à quatre microgamètes. L'un d'eux féconde le macrogamète, qui devient par là le zygote. Celui-ci donne des spores, puis des sporozoïtes.

Reprenons en détail l'étude de ces diverses périodes d'évolution.

I. SCHIZOGONIE.

Le sporozoïte pénètre dans la cellule épithéliale du rein de l'*Helix*, et s'y multiplie par voie agame pour donner des mérozoïtes. Cette période constitue la schizogonie.

Dès sa pénétration, le parasite se transforme : il s'arrondit, s'accommodant à son état d'immobilité; il s'accroît, nourri par la cellule-hôte. Celle-ci également s'accommode à sa situation nouvelle; elle s'accroît, son noyau se développe fortement et se charge d'une grande quantité de matière chromatique, FIG. 1, 2.

La structure intime du sporozoïte ne se modifie pas durant l'accroissement. Le protoplasme ne présente aucune formation particulière; le noyau, nettement limité, contient un caryosome et de nombreuses sphérules chromatiques portées par un réseau peu colorable.

Après avoir subi un notable accroissement, le parasite se prépare à se diviser. Le phénomène débute par la multiplication nucléaire.

On sait que, d'après un schéma souvent décrit pour les coccidies et en particulier pour le *Klossia* (LAVERAN, 98), la multiplication nucléaire se produirait par une sorte de « multipartition simultanée ». La substance du noyau primitif se répandrait dans le protoplasme, puis se ramasserait en certains points. Chacun des petits amas donnerait naissance à un nouveau noyau.

Souvent on a décrit ce mode de division à une seule période de l'évolution, tandis que les divisions d'autres périodes se feraient par « bipartitions successives » (LAVERAN, 98, SIEDLECKI, 99, PEREZ, 99 et 03, SCHAUDINN, 00 et 02, JOLLOS, 09, DOBELL, 07, AWERINZEW, 09, CHAGAS, 10). D'autres fois, au contraire, pendant toute son évolution, la coccidie ne présenterait que des divisions par bipartition (SIEDLECKI, 02, KUNZE, 07). Nos observations sur le *Klossia*, montrent que, contrairement à ce qui était admis, la multiplication nucléaire *s'y fait toujours par bipartitions successives du noyau primitif.*

La division schizogoniale est précédée de la fragmentation et en partie de la dissolution du caryosome. Il en subsiste cependant un « granule central », qui très tôt se divise donnant naissance à deux granules réunis par un filament chromatique, FIG. 3. Ce granule central plonge dans un amas irrégulier souvent très dense de sphérules et de bâtonnets chromatiques.

Le noyau subit bientôt un étirement progressif, les portions chromatiques se montrant orientées suivant le grand axe du noyau. L'étirement arrive à produire une sorte de rupture dans le faisceau de tronçons chromatiques; il en résulte deux masses distinctes qui s'individualisent, FIG. 3, 5. Pendant que s'accomplissent l'étirement et la rupture, on remarque que quelques filaments unissants résistent plus longtemps; mais nous n'avons pu observer d'une façon certaine, sur le filament qui unit les deux granules caryosomiques, la présence d'une formation analogue à celle souvent décrite comme « Zwischenkörper » (SCHAUDINN, 00 et 02).

Les faits que nous venons de décrire méritent donc bien le nom de *bipartitions* nucléaires. – Parmi les granules et bâtonnets chromatiques, au moment où ils sont déjà orientés suivant le grand axe du noyau, nous en avons parfois notés qui paraissaient formés de deux moitiés accolées et évoquaient ainsi l'idée d'une division longitudinale de chromosomes, FIG. 3, 5. Etant donnés cependant le moment où se montrent ces aspects, et la suite des phénomènes, nous ne nous croyons pas autorisé à considérer ces formations comme étant de nature chromosomale. Aussi sommes-nous tenté de ne voir dans ces divisions nucléaires que des divisions amitotiques.

Nous n'avons pu observer avec certitude la première division schizogoniale, tout porte à croire cependant qu'elle est semblable à la seconde, que représente la FIG. 3, et aux suivantes, FIG. 5. Après chaque division, les noyaux-filles se reforment, et fréquemment on peut observer, entre deux divisions successives, de très belles figures étoilées, FIG. 9. Le granule caryosomique, souvent déjà divisé, forme le centre de cette figure, et le réseau nucléaire supportant les granules chromatiques est disposé radiairement en branches parfois doubles, parfois ramifiées. Le nombre des divisions schizogoniales est variable et les différents noyaux d'une même cellule ne se divisent pas nécessairement un même nombre de fois. Il en résulte que le nombre des noyaux définitifs dans le schizonte est variable : on en trouve tantôt 4, tantôt 7 ou 8 et même davantage.

Les divisions nucléaires étant achevées, les noyaux se portent vers la périphérie pour y devenir le siège de phénomènes intéressants. Nous avons vu que, entre les divisions schizogoniales, le granule central se montre souvent déjà divisé. Le même fait s'observe après la dernière division, FIG. 7, mais ici les choses n'en restent pas là. Les granules-filles s'éloignent l'un de l'autre et finalement l'un d'eux est expulsé dans le protoplasme, où on le reconnaît longtemps grâce au filament chromatique qui le relie au granule resté dans le noyau, FIG. 7, 8.

Nous ne croyons pas que semblable phénomène ait déjà été décrit chez les coccidies ([1]) et son interprétation ne peut être que fort hypothétique aussi longtemps que d'autres observations n'auront pas été faites. La première interprétation qui se présente c'est d'homologuer cette expulsion d'un granule chromatique aux phénomènes décrits ailleurs sous le nom d'« épuration nucléaire » (SIEDLECKI, 05, JOLLOS, 09).

Cependant ce rapprochement ne peut se faire sans difficulté. SIEDLECKI en effet décrit l'expulsion complète du caryosome; JOLLOS observe la bipartition d'un caryosome composé d'un centrosome et d'abondantes substances chromatiques, et l'expulsion d'une de ses moitiés accompagnée de protoplasme (division de maturation).

Nous nous trouvons au contraire en présence d'une division et d'une expulsion partielle, hors du noyau seulement, d'un granule analogue au centrosome de JOLLOS et non accompagné de substance chromatique.

([1]) Un phénomène qui mérite d'être rapproché de celui que nous décrivons chez le *Klossia* vient d'être observé par HAASE (18) chez l'*Euglena sanguinea*. Dans le gamète, il observe une division hétéropolaire du caryosome. La portion expulsée du noyau donnerait un chromatophore.

Nous serions plutôt porté à croire qu'il s'agit ici d'une ébauche de division nucléaire. Nous avons noté la division précoce du granule caryosomique (centriole), FIG. 6. Si dans un tel noyau la division ne peut s'achever, le rétablissement de l'équilibre doit exiger l'expulsion d'un des centrioles. Mais dans cette hypothèse il resterait à expliquer pourquoi cette dernière fois le centrosome s'est divisé? Nous n'entrevoyons, jusqu'à présent, aucune réponse satisfaisante à cette question.

Tandis que les noyaux se divisent, puis quand ils se groupent à la périphérie, on peut observer dans le protoplasme, mais d'une façon inconstante, quelques *granules chromatiques*. Souvent on les retrouve groupés à la périphérie de vacuoles liquides, FIG. 4, 6, 7. Nous croyons pouvoir les considérer comme des formations accidentelles, résultant probablement de déchets des premières divisions. Probablement même peut-on les assimiler aux grains de volutine qui ne se forment abondamment que plus tard, et dont nous parlerons plus loin.

A ce moment le protoplasme se segmente et il en résulte la formation des mérozoïtes et l'abandon d'une portion de déchet, FIG. 7, 9.

Nous n'avons pu déceler aucune différence entre les mérozoïtes destinés à donner les uns des microgamétocytes, les autres des macrogamètes; et il semble que les mérozoïtes dérivant d'un même schizonte peuvent donner soit uniquement des microgamétocytes ou uniquement des macrogamètes soit simultanément l'un et l'autre. On rencontre en effet souvent des mérozoïtes subissant leurs premières transformations sur place, dans la cellule-hôte où ils se sont formés. Et l'on observe des cellules hôtes ne contenant que des macrogamètes, d'autres ne contenant que des microgamétocytes, d'autres contenant en même temps l'un et l'autre.

Quant à savoir si un mérozoïte peut subir une nouvelle période de schizogonie, nous n'avons pu l'établir avec certitude vu la difficulté qu'il y a à distinguer le mérozoïte du sporozoïte. Cependant nous avons de bonnes raisons pour le supposer, notamment la fréquence, à tout moment, des stades de division schizogoniale et ensuite la comparaison que l'on peut établir avec d'autres coccidies étudiées jusqu'à présent (*Adelea*, *Caryotropha*, *Eimeria*, etc.).

II. ACCROISSEMENT DES MACROGAMÈTES.

Le mérozoïte destiné à donner le macrogamète se développe parfois sur place dans la cellule qui a servi d'hôte au schizonte. Dans ce cas on trouve généralement à côté de lui, et dès le début, des mérozoïtes évoluant vers l'état de microgamétocyte. D'autres fois, le mérozoïte dégagé de la cellule hôte envahit une nouvelle cellule, et alors ce n'est qu'ultérieurement que les microgamétocytes entrent en contact avec lui, FIG. 15.

Dès le début de son accroissement, le macrogamète se montre sous la forme d'une cellule ellipsoïdale possédant un noyau analogue à celui que nous avons observé dans le sporozoïte : un caryosome, un réseau achromatique et, à la périphérie, quelques granules chromatiques, FIG. 9. Tandis que le caryosome augmente de volume, les granules chromatiques se portent à la périphérie du noyau et s'appliquent intimement à sa membrane, FIG. 10, 11. On remarque fréquemment des travées chromatiques unissant ces granules entre eux, et fréquemment aussi des travées chromatiques les unissant au caryosome.

Dans le protoplasme on trouve souvent une petite plage, caractérisée par son aspect plus dense, par sa chromaticité assez marquée, et même par son affinité spéciale pour certains colorants, FIG. 9, 10. C'est ainsi que le colorant de GIEMSA colore en rouge cette petite plage, le reste du protoplasme étant teinté en bleu. Cette formation nous semble devoir être considérée comme dérivant du granule chromatique expulsé du noyau lors de la formation des mérozoïtes, FIG. 7, 8. On voit en effet cette plage se former autour d'un granule central très colorable, FIG. 9. Il est plus difficile d'établir avec précision sa destination. Pendant un certain temps elle reste apparente dans le macrogamète en accroissement, mais bientôt elle ne se distingue plus des autres formations protoplasmiques que nous allons décrire et qui, présentant les mêmes affinités, ont probablement la même évolution et la même destination.

Parmi les éléments enclavés dans le protoplasme, nous devons distinguer :

1. Des granulations chromatiques très irrégulières, peu nombreuses, bientôt périphériques.

2. Des granules chromatiques beaucoup plus petits, très nombreux, groupés autour du noyau.

3. Des sphérules incolores.

4. Des amas pigmentaires.

Ces divers éléments apparaissent successivement durant l'accroissement :

1) Un premier groupe de granulations chromatiques apparaît dans les macrogamètes très jeunes. Ce sont des formations d'abord fort irrégulières et peu nombreuses, FIG. 10, 11, *chr*. Leur nombre s'accroît bientôt, elles deviennent plus régulièrement granuleuses et se portent vers la périphérie de la cellule, où elles contribuent vraisemblablement à la formation de la membrane, FIG. 12. 16.

Ces granulations sont très colorables par l'hématoxyline au fer, à peine par l'hématoxyline de DELAFIELD, les fixateurs exerçant d'ailleurs une grande influence sur ces colorations. Elles sont à peine colorées en rouge par le GIEMSA, et ne se colorent pas sur le vif par le rouge neutre.

2) Un second groupe de granules chromatiques apparaît bientôt, au voisinage immédiat du noyau. Beaucoup plus nombreux que les premiers, ils sont plus petits et plus réguliers. Leur nombre augmente considérablement, et ils restent massés autour du noyau dans une large zone à protoplasme lâchement vacuolaire, dont ils garnissent abondamment les travées, FIG. 10, 12, *vo*.

Ces granules présentent une colorabilité différente de celle des granules du premier groupe. Ils sont à peine colorables par l'hématoxyline au fer, fixent par contre intensément le DELAFIELD ; le GIEMSA les colore en rouge brillant, enfin sur le vif ils fixent le rouge neutre. Cette zone de granules acquiert pendant l'accroissement une grande étendue, FIG. 13, 14, *vo*. Mais finalement ses contours deviennent de moins en moins nets, tout le protoplasme prend une structure uniforme, les granules colorables se disséminent, puis disparaissent peu à peu.

L'origine et la signification de ces deux groupes de formations chromatiques feront l'objet, à la fin de ce chapitre, d'une étude spéciale.

3) Le réseau protoplasmique, en dehors des granulations que nous venons de mentionner, est bourré de sphérules assez grosses, régulières, peu colorables, FIG. 14, *zo*. Ces sphérules sont analogues à celles décrites comme matière de réserve par KUNZE (07) dans l'*Orcheobius*, par BRAULT et LOEPER (04) dans l'*Eimeria*, par BÜTSCHLI (85 et 03) et par MAUPAS (86) chez les grégarines. — Au point de vue chimique, BRAULT, LOEPER et

Bütschli (85) avaient cru pouvoir les identifier au glycogène. Les travaux de Maupas, corroborés par un mémoire plus récent de Bütschli (03) et par Awerinzew (09), rapprochent ces substances de réserve des amidons *(Zoamylum)*.

4) Quand l'accroissement est terminé, on observe, dans le protoplasme, des granulations pigmentaires très réfringentes. Elles sont d'abord réunies en îlots, et ceux-ci se formant au contact des derniers amas de granules colorables, il est permis de les considérer comme produits aux dépens de ces granules colorables eux-mêmes. Les îlots de pigment se désagrègent et les fragments sont expulsés du macrogamète.

Avant de terminer l'étude de cette période, il nous reste encore à faire remarquer que l'accroissement du macrogamète n'est pas symétrique. Il se produit plus intensément d'un côté du grand axe que de l'autre; et plus intensément aux dépens des deux extrémités que de la partie médiane. Cette dissymétrie a pour résultat la formation d'une fente unissant la périphérie de la cellule à la surface du noyau, fig. **13**, **14**. Un semblable phénomène fut décrit et interprété par Siedlecki (07) dans le *Caryotropha mesnili*. Chez le *Klossia* cette fente disparaît à la fin de l'accroissement et ne paraît pas, comme chez le *Caryotropha*, servir de voie à la migration du noyau, du centre vers la périphérie, ni à la pénétration du microgamète.

Corpuscules métachromatiques ou volutine.

La question se pose de savoir quelle est l'origine et la nature des différentes productions que l'on rencontre dans le protoplasme et quel est leur rôle biologique.

Guilliermond (01) a attiré l'attention sur l'existence, dans le protoplasme d'un grand nombre de protozoaires, de granulations particulières qu'il a désignées du nom de corpuscules métachromatiques de Babès (95). Il a avec succès étendu ses recherches aux végétaux inférieurs et, chez les Cyanophycées (01, *b*), il a établi l'origine nucléaire de ces corpuscules. Meyer (04) a fait de précieuses recherches microchimiques sur ces formations qu'il désignait comme „corpuscules de volutine“ et a cru les retrouver chez des métazoaires. De nombreuses observations ont été faites jusqu'à présent chez les protozoaires; et deux travaux récents synthétisent les résultats obtenus (Guilliermond, 10, et Reichenow, 09).

Dans les macrogamètes du *Klossia helicina*, nous avons décrit deux sortes de productions chromatiques. Un groupe des granules se porte à la périphérie de la cellule et semble être en rapport avec la formation de la membrane. L'autre portion reste massée au voisinage du noyau et ne se disperse que plus tard. Cette dernière portion est, pensons-nous, formée de volutine.

Ces granules répondent en effet aux réactions I, II et III de Meyer (04). Ils prennent le rouge neutre sur le vif, sont intensément colorables par l'hématoxyline de Delafield et peu colorables par l'hématoxyline au fer. (Coloration variable d'après les fixateurs, Guilliermond, 10.) Cet ensemble de réactions nous a permis d'identifier la substance dont nous parlons à la volutine de Meyer.

En ce qui concerne l'origine de la volutine, les avis des auteurs sont fort divergents. Reichenow (09) croit à son origine protoplasmique. Bütschli (90, 95) a décrit la volutine des Cyanophycées comme provenant du réseau chromatique. Guilliermond (10) et Erdmann (10), chez les sarcosporidies, lui attribuent une origine nucléaire; enfin les descriptions d'Awerinzew (08, 09) conduisent à admettre une origine caryosomique.

Nous nous sommes pendant longtemps, en ce qui concerne l'origine de la volutine chez le *Klossia*, rallié à cette dernière interprétation. Notre hypothèse se basait sur les considérations suivantes : dans les jeunes noyaux de macrogamètes, nous voyions fréquemment des granules chromatiques au contact du caryosome ou y étant reliés par des ponts chromatiques, FIG. **10**, **11**, **12**. En même temps nous remarquions ces granules s'accolant intimement à la face interne de la membrane nucléaire, tandis que les granules de volutine étaient intimement accolés à sa face externe, FIG. **11**, **12**. Enfin l'expulsion d'un granule caryosomique dans le protoplasme, FIG. **7**, **8**, **9**, et la confusion de la partie expulsée avec la volutine appuyaient cette hypothèse. — Mais notre opinion fut fortement ébranlée par l'étude d'une autre coccidie, le *Caryotropha mesnili*, chez laquelle jusqu'à présent nous ne pouvons la vérifier. Considérant de plus qu'il ne faut admettre qu'à bon escient le passage à travers la membrane nucléaire de granules figurés et que jamais nous n'avons pu observer ce passage sur le fait, nous croyons prudent de réserver notre avis et d'attendre pour établir l'origine de la volutine chez les coccidies que l'étude d'autres espèces nous fournisse des données plus décisives.

Quant à la valeur physiologique de la volutine, les avis paraissent assez concordants. Ce serait une substance de réserve disséminée dans la

cellule et utilisée lors de l'accroissement. Nos observations ne font que confirmer cette manière de voir. Nous rappelons simplement ce que nous avons décrit plus haut : l'éparpillement et la disparition progressive des granules, d'une part; d'autre part, la formation à leurs dépens de quelques corpuscules pigmentaires qui sont expulsés et que nous considérons comme des déchets de la dissociation de la volutine.

III. FORMATION DES MICROGAMÈTES.

Les microgamètes du *Klossia* se forment au nombre de quatre aux dépens du microgamétocyte, Laveran (98).

Le microgamétocyte dérive d'un mérozoïte en apparence semblable à ceux qui ont donné naissance aux macrogamètes. Le microgamétocyte subit un accroissement modéré et atteint bientôt un stade de repos, fig. **17**. A ce moment, le noyau présente un caryosome, un réseau achromatique et quelques granules chromatiques; le protoplasme très lâche renferme des dépôts de volutine analogue à celle décrite dans les macrogamètes.

Lorsque la maturation du macrogamète est achevée, le ou les microgamétocytes qui lui sont accolés sont le siège de deux divisions successives, fig. **18**. Pendant la division, qui se fait par étirement de la masse du noyau, le champ nucléaire est nettement séparé du protoplasme. Malgré de patientes recherches nous n'avons malheureusement pu découvrir que peu de stades de division du microgamétocyte; aussi nous a-t-il été impossible de déceler l'existence d'un nucléolo-centrosome. Nous n'avons pu davantage établir le sort du caryosome.

Pendant les divisions nucléaires, le protoplasme du microgamétocyte présente des densifications, fig. **18** et **19**. Awerinzew (09) les a observées chez le *Barrouxia* et les considère comme une infiltration de la chromatine extra caryosomale. Nous croyons plutôt à un début de dégénérescence du protoplasme; peut-être la volutine joue-t-elle un rôle dans ces formations, en tout cas la volutine en se transformant donne naissance, chez le microgamète comme chez le macrogamète, à des corpuscules pigmentaires, également observés par Awerinzew (08, 09), fig. **19**.

Lorsque les deux divisions sont achevées, on observe quatre masses de chromatine. Elles se tassent et s'arrondissent; mais on peut y remarquer à

la périphérie un globule de substance plus claire, FIG. 19. AWERINZEW (09) considère ce dernier comme un globe de plastine destiné à être expulsé. SIEDLECKI (07) le considère comme une enclave. Nous nous rattachons de préférence à cette dernière opinion, étant donné que l'on retrouve dans le microgamète adulte une plage claire, FIG. 20, en rapport évident avec l'enclave observée dans le noyau en tassement.

Mais SIEDLECKI (07) a pu également observer l'expulsion d'un granule chromatique. Nous ne l'avons pas observé, pas plus d'ailleurs que la persistance à la base du cil d'un corpuscule homologue d'un blépharoplaste. Mais nous le répétons, le matériel nécessaire pour nous permettre de donner de ce stade une description définitive nous fit défaut.

Quand les quatre microgamètes sont mûrs, ils se présentent sous forme de masses ovoïdes allongées, munies d'un cil antérieur et présentant vers leur tiers antérieur une vacuole claire, FIG. 20.

IV. FÉCONDATION ET SPOROGONIE.

En ce qui concerne la fécondation chez le *Klossia*, nous nous bornerons à une description succincte. Nos observations en effet confirment celles faites déjà pour beaucoup de coccidies, mais pas plus que les auteurs qui étudièrent jusqu'à présent cette question, nous n'avons pu pénétrer la nature intime des phénomènes.

Lorsque l'accroissement du macrogamète est terminé, il présente une structure plus uniforme. Le protoplasme se trouve complètement occupé par des granules de substance de réserve, quelques grains de volutine y sont encore perceptibles. Le noyau contient un gros caryosome, mais celui-ci se vacuolise, parfois se fragmente et plus tard devient de moins en moins chromatique. La substance extra-caryosomale échappe à la vue; constituant d'abord un réseau tout à fait uniforme, FIG. 15, elle ne laisse bientôt plus voir sa structure intime, FIG. 20. Les contours du noyau perdent leur régularité, mais le noyau reste cependant toujours nettement limité du protoplasme voisin.

Ainsi constitué le noyau chemine dans la cellule jusqu'à la périphérie à laquelle il affleure. A l'endroit d'affleurement viennent se placer les microgamètes, FIG. 20. Le caryosome du macrogamète, croyons-nous, n'est pas

expulsé lors de la fécondation, mais nous n'oserions pas affirmer qu'il n'y a pas expulsion de quelques déchets de chromatine, et il y a probablement aussi dissolution d'une partie de la masse, et perte de chromaticité. Il y a en effet grande diminution de volume du caryosome. Cette observation ne concorde pas avec celles faites pour beaucoup de coccidies, où le caryosome est complètement expulsé (Schaudinn, 00, Siedlecki, 07, Awerinzew, 09), mais elle s'accorde avec celle faite pour l'*Orcheobius* (Kunze, 07).

La fécondation a lieu par la pénétration d'un seul microgamète; les autres dégénèrent. Le microgamète fécondant pénètre directement dans le noyau femelle et s'y confond bientôt avec les restes chromatiques du caryosome. Cette masse chromatique reste pendant un certain temps au voisinage du point de pénétration, tandis que le noyau lui-même tend à s'éloigner de la périphérie. Il en résulte un étirement fusiforme du noyau, fig. **21**, **22**. A l'une des extrémités de ce noyau, on retrouve la masse chromatique, et par place on voit réapparaître des filaments chromatiques. On voit également des sphérules caryosomales à peine colorables et tout le noyau présente une striation longitudinale due sans doute à son étirement rapide, fig. **22**, **23**.

Nous n'avons pas observé que le noyau après ce stade reprît la forme sphérique. Le fuseau se raccourcit et tout entier se porte à nouveau vers la périphérie de la cellule. Là aura lieu la première division sporogoniale.

Lorsque le noyau se porte à la périphérie, il récupère toute sa chromaticité. De nombreux granules supportés par un réseau colorable deviennent apparents; en même temps on retrouve le caryosome plus gros et plus colorable, fig. **24**, **25**. Il paraît assez probable qu'à ce moment seulement a lieu la fusion intime de la portion chromatique mâle avec la portion femelle; et immédiatement après cette fusion un réseau plus lâche et supportant des granules assez nombreux se dissémine dans le noyau, fig. **26**.

Le détail des premières divisions sporogoniales échappa complètement à nos plus patientes recherches. Après trois ou quatre divisions, nous retrouvons tous les noyaux situés à la périphérie, fig. **27**, et cette fois nous pouvons observer leur division. Elle évolue de façon fort analogue à celle que nous avons décrite durant la schizogonie. Le noyau renferme un réseau et de nombreux corpuscules chromatiques, qui avec un caryosome plongent dans une cavité nettement distincte du protoplasme (contra Awerinzew, 09). Lors de la division, il s'étire, puis se fragmente en deux; le caryosome ici se comporte comme un nucléo-centrosome, Hartmann et Prowazek (07); il donne naissance à deux granules qui sont reconnaissables au filament

chromatique qui longtemps les réunit. Entre deux divisions successives, les noyaux entrent en repos, et présentent fréquemment l'aspect étoilé, par irradiation du réseau autour du granule caryosomique, FIG. 27, 28.

Lorsque les divisions successives qui ont toujours lieu à la périphérie ont amené la formation d'un grand nombre de noyaux, le morcellement de la cellule a lieu. Il se forme des excroissances de la cellule, puis par étranglement il y a isolement de portions de protoplasme contenant un et parfois deux noyaux, FIG. 29, 30. Parfois des portions plus grandes de la cellule sont séparées du reste, et l'isolement du sporocyste se fait en suite, FIG. 29.

Chaque sporocyste s'entoure d'une membrane propre, puis par une ou deux divisions, analogues toujours au type de celles déjà décrites, il y a production de quatre noyaux. Ceux-ci entrent en repos, le protoplasme s'isole autour d'eux, chaque nouvelle cellule s'entoure d'une membrane résistante et à l'intérieur des spores nous trouvons quatre sporozoïtes analogues à ceux que nous avons décrits au début du cycle évolutif, FIG. 31, 34.

Une remarque avant de terminer ce chapitre : nous avons pu observer, mais très exceptionnellement, un mode anormal de formation des spores. Les divisions nucléaires, à type plus irrégulier que dans le cas normal, ont lieu dans toute l'étendue de la cellule. Le protoplasme se cloisonne très tôt, et radiairement, FIG. 28, *b*. Nous ne faisons que mentionner cette anomalie, elle pourra servir de point de comparaison, au cours de l'étude d'autres espèces.

V. SYSTÉMATIQUE.

Le *Klossia helicina* KLOSS (55) est actuellement la seule espèce déterminée du genre *Klossia*. Plusieurs espèces décrites jusqu'à présent ont été successivement rattachées à d'autres genres et même à d'autres familles.

Le *Klossia Lieberkühni* LABBÉ (94) fut rattaché aux *Isospora*, LAVERAN et MESNIL (02), les *Klossia Eberthi* EBERTH (62) et *octopiana* SCHNEIDER (75) furent rattachés aux *Aggregata*, MOROFF (06). D'autre part, SCHUBERG et KUNZE (06) ont cru devoir créer un genre nouveau : l'*Orcheobius*.

L'étude de l'*Orcheobius* a amené KUNZE (07) à établir un rapprochement étroit entre ce genre et les grégarines monocystidées. L'étude du *Klossia* (genre excesssivement voisin) nous conduit à considérer cette tenta-

tive comme actuellement fort difficile. Les points de rapprochement établis par KUNZE sont d'ailleurs assez factices :

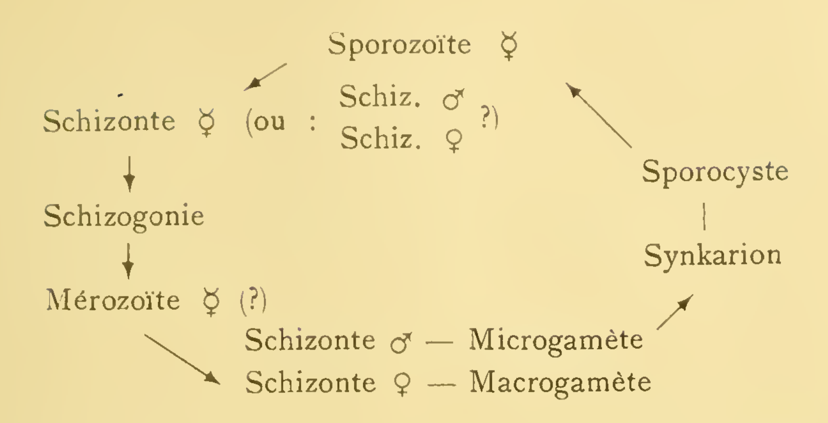
1) Ressemblance de forme entre le macrogamète adulte de la coccidie et le céphalin (soit mâle ou femelle) des grégarines.

2) Analogie du mode de nutrition.

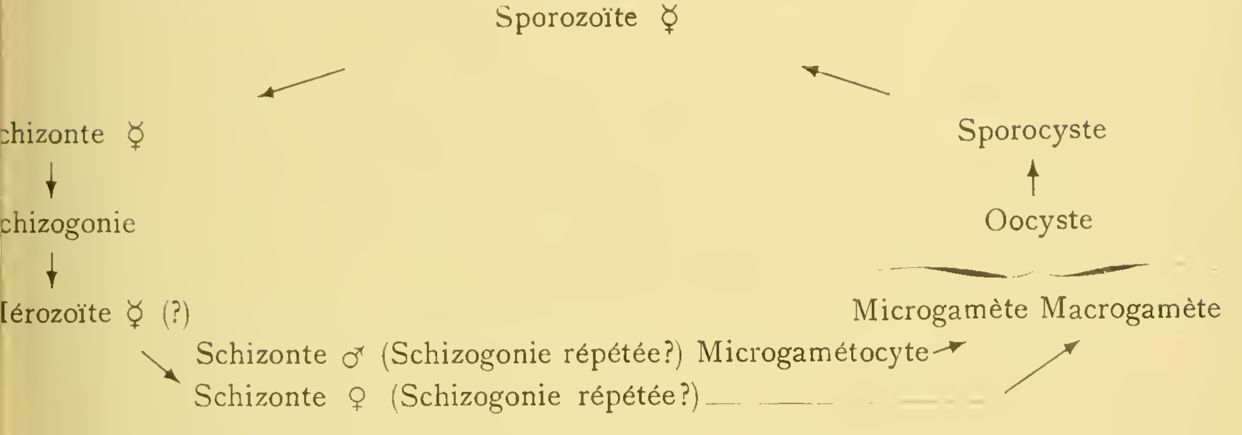
3) Ressemblances cytologiques : on a fréquemment décrit chez les grégarines des divisions dans lesquelles on remarque des centrosomes très nets, un fuseau et des chromosomes.

KUNZE chez l'*Orcheobius* croit pouvoir considérer comme mitose dégénérée une seule division, la première sporogoniale. Il y retrouve une ébauche de fuseau et des masses chromatiques qu'il considère comme chromosomes, quoiqu'elles ne montrent ni individualité ni division. Nous avons peine à nous rallier à la façon de voir de KUNZE et à admettre le rapprochement qu'il propose. Deux différences importantes nous frappent, entre les grégarines monocystidées et les coccidies. C'est d'abord l'absence chez les unes et la présence chez les autres de la schizogonie ; c'est ensuite la formation chez les grégarines monocystidées de copula, c'est-à-dire le rapprochement de deux sporadins de sexe différent qui subiront encore de nombreuses divisions avant la formation des cellules mâles et femelles destinées à se fusionner. Il faudrait, pour établir un rapprochement, homologuer le sporadin à un schizonte des coccidies, ce qui demanderait confirmation ! Nous ne prétendons cependant pas dénier aux coccidies et aux grégarines certains liens de parenté; au contraire et nous nous rapprochons en cela de l'avis de LEGER et DUBOSCQ (09). Mais on ne peut actuellement établir exactement cette parenté, trop de lacunes existant encore dans les données du problème. Les points de contact les plus probables nous semblent exister entre les coccidies et les Aggregata (CHATTON, 10).

Dans ce groupe de grégarines, le cycle schizogonial fut décrit dans un hôte (LEGER et DUBOSCQ, 08) et le cycle sporogonial fut décrit dans un second hôte. Telle est du moins l'interprétation de MOROFF (06) qui modifie complètement la description de SIEDLECKI (98). A supposer que l'on puisse admettre comme définitives les conclusions de MOROFF touchant cette évolution qui fut tant discutée, on peut établir pour l'évolution des Aggregata le schéma suivant :



à rapprocher du schéma de Schaudinn (00) pour l'*Adelea* :



et de celui qui est proposé pour le *Coccidium* (*Klossia* et *Orcheobius*) :



Mais nous voyons toujours un grave obstacle à ces rapprochements : ce sont les différences cytologiques qui séparent ces espèces. Aussi de nombreuses recherches restent-elles à faire, avant de conclure définitivement.

BIBLIOGRAPHIE.

08 *Awerinzew* : Studien über parasitische Protozoen; Trav. Soc. Natur. S[t] Petersbourg, Vol. 38.

09 — : Studien über parasitische Protozoen; Arch. f. Protist., Vol. 18.

04 *Brault et Loeper* : Le glycogène dans le développement de quelques organismes inférieurs; Journ. de Physiol. et Pathol. gén., V. 6.

85 *Bütschli* : Bemerkungen über einen dem Glycogen verwandten Körper in den Gregarinen; Zeitsch. f. Biologie.

90 — : Ueber den Bau der Bacterien u. verwandter Organismen; Verhandl. Natur. Mediz. Vereins zu Heidelberg.

03 — : Untersuchungen über Amylose u. Amyloseartige Körper; Ibid., Vol. 7.

10. *Chagas* : Cytologische Studien über Adelea hartmanni; Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, T. II.

10 *Chatton* : Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens; Arch. Zool. exp. et génér., 5[e] série, T. V.

07 *Dobell* : Observations on the life history of Adelea ovata; Proceedings Roy. Soc., Vol. 79.

09 — : Chromidia and the binuclearity hypotheses; The Quart. Jour. of Microsc. Sc., V. 53.

09 *Doflein* : Lehrbuch der Protozoenkunde. Iena, Fischer.

62 *Eberth* : Ueber die Psorospermienschläuche der Cephalopoden; Zeitsch. f. wiss. Zoolog., Vol. XI.

10 *Erdmann* : Kern und metachromatische Körper bei Sarcosporidien; Arch. f. Protist., XX.

05 *Goldschmidt* : Die Chromidien der Protozoen; Arch. f. Protist., Vol. V.

00 *Guilliermond* : Etude sur le développement et la structure de l'Oïdium lactis; Revue génér. de Botan.

01 — : Recherches sur la struct. des champig. infér.; C. R. Ac. Sc.

10 — : A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine; Arch. f. Protist., Vol. 19.

10 *Haase* : Studien über Euglena sanguinea; Arch. f. Protist., Vol. 20.
07 *Hartmann et Prowazek* : Blepharoplast, Caryosom u. Centrosom ; Ibid., Vol. 10.
08 *Henneguy* : Sur une grégarine parasite des ophélies; C. R. Assoc. française amis des Sc., II.
09 *Jollos* : Multiple Teilung u. Reduction bei Adelea ovata; Arch. f. Protist., Vol. 15.
55 *Kloss* : Ueber Parasiten in der Niere von Helix; Abhand. der Senkenberg. Naturf. Gesell., Vol. 1.
07 *Kunze* : Ueber Orcheobius herpobdellae (SCHUBERG u. KUNZE); Arch. f. Protist., Vol. 18.
94 *Labbé* : Sur la morphologie et la classific. des coccidies; C. R. Ac. Sc. Paris.
95 — : Recherches sur les coccidies; Arch. Zool. expér., T. 4.
98 *Laveran* : Sur les modes de reproduct. du *Klossia helicina;* Soc. Biol.
02 *Laveran et Mesnil* : Sur la coccidie trouvée dans le rein de la Rana esculenta; C. R. Ac. Sc. Paris.
97 *Léger* : Contribut. à la connaiss. des sporoz. parasites des échinodermes. — Etude sur le *Lythocystis Schneideri;* Bull. Scient. de France et Belg., Vol. 30.
08 *Léger et Duboscq* : L'évolut. schizogonique des aggrégata. (*Eucoccidium Eberthi*); Arch. f. Protistenk., Vol. 12.
09 — : Etudes sur la sexualité chez les grégarines; Ibid., Vol. 17.
86 *Maupas* : Sur les granules amylacés du cytosome des grégarines; C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 102.
04 *Meyer* : Orientirende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie u. Chemie des Volutins; Botanische Zeitung, Vol. 62.
05 *Moroff* : Sur l'évolut. des prétendues coccidies des céphalopodes; C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 142.
06 — : Untersuchungen über Coccidien; Arch. f. Protist., Vol. 8.
99 *Perez* : Sur une coccidie nouvelle, *Adelea Mesnili,* parasite cœlomique d'un lépidoptère; C. R. Soc. Biol., Vol. 51.
03 — : Le cycle évolutif de l'*Adelea Mesnili;* Arch. f. Protist., Vol. 2.
09 *Reichenow* : Untersuchungen üb. Hœmatococcus pluvialis; Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt, Vol. 33.
00 *Schaudinn* : Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Vol. 13.
02 — : Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica; Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt, Vol. 18.
08 *Schellack* : Ueber die Encystierung bei Gregarinen; Zool. Anzeiger, Vol. 32.

75 *Schneider* : Note sur la psorospermie oviforme du poulpe; Arch. Zool. expér. et génér., Vol. 4.

06 *Schuberg u. Kunze* : Ueber eine Coccidienart aus dem Hoden von Nephelis vulgaris — Orcheobius herpobdellae; Verhandl. d. Deut. Zool. Gesel.

98 *Siedlecki* : Etude sur la coccidie de la Seiche; Ann. Inst. Pasteur.

07 — : Ueber die Structur und die Lebensgeschichte v. Caryotropha Mesnili; Bull. Int. Acad. Sc. Cracovie (Sc. Math. et Natur.).

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous nos dessins furent exécutés au moyen de la projection par le prisme à dessiner, la projection se faisant au niveau de la platine. Les combinaisons optiques (ZEISS) *employées furent :*

FIG. **1** à **11**.	Obj. 1,30.	Dist. f. 2 mill.	× oc. 18.	(Grossiss.	linéaire :	2250).
FIG. **12** à **15**. / FIG. **17** à **34**.	—	—	× oc. 12.	(—	—	1500.)
FIG. **16**.	—	—	× oc. 6.	(—	—	750.)

chr. Granules chromatiques, expulsés dans le protoplasme.
vo. Grains de volutine ou corpuscules métachromatiques.
zo. Zoamylum.
pig. Pigment.
n. h. Noyau de la cellule parasitée.
v. Vacuole.
c. Caryosome.

FIG. **1**. Jeune *schizonte* parasitant une cellule épithéliale, dont le noyau (*n. h.*) s'hypertrophie.

FIG. **2**. Idem.

FIG. **3**. *Schizogonie.* A remarquer, dans l'un des noyaux, l'aspect dédoublé que présentent les granules chromatiques.

FIG. **4**. Schizogonie. Période de repos. Quelques vacuoles (*v*) dans le protoplasme.

FIG. **5**. Division : division des granules caryosomiques, étirement du fil chromatique unissant.

FIG. **6.** Repos; après la dernière division, formations étoilées, avec au centre un granule caryosomique déjà divisé.

FIG. **7.** Les noyaux au repos se portent à la périphérie, le protoplasme se condense autour d'eux et se divise. Caryosome divisé en deux granules.

FIG. **8.** Idem. Expulsion dans le protoplasme d'un des granules d'origine caryosomique.

FIG. **9.** *Mérozoïtes* formés. Existence d'une plage densifiée dans le protoplasme. Elle correspond au granule caryosomique. Portion de déchet.

FIG. **10.** *Macrogamète.* A côté du caryosome, nombreux granules chromatiques; on en retrouve à la périphérie du noyau; granulations chromatiques dans le protoplasme; elles se disséminent à la périphérie de la cellule (*chr*).

FIG. **11.** Idem. Seconde portion de granules chromatiques restant au contact du noyau (*vo*).

FIG. **12.** Idem. Accroissement.

FIG. **13.** Idem. —

FIG. **14.** Idem. Accroissement ; de plus apparition dans le protoplasme de sphérules de *Zoamylum.* Le caryosome se vacuolise à sa partie périphérique.

FIG. **15.** Idem. Le noyau s'est porté à la périphérie de la cellule; fragmentation du caryosome.

FIG. **16.** Macrogamète au contact du noyau de la cellule parasitée; en même temps, insinuation des microgamétocytes.

FIG. **17.** *Microgamétocyte* en accroissement, structure analogue à celle du macrogamète.

FIG. **18.** Seconde division, amenant la formation des microgamètes. Travées densifiées dans le protoplasme.

FIG. **19** Condensation des noyaux : ils renferment une enclave claire. Dans le protoplasme, travées densifiées et granules pigmentaires.

FIG. **20.** *Microgamètes* vus de champ sur le noyau du macrogamète qui présente un caryosome, mais ne permet plus de distinguer sa structure.

FIG. **21.** *Fécondation* Pénétration du microgamète dans le noyau affleurant du macrogamète.

FIG. **22.** Etirement du noyau fécondé. Striation longitudinale, granules caryosomiques fortement décolorés.

FIG. **23.** Idem.

FIG. **24** Le noyau fécondé reporté à la périphérie, fusion probable des masses chromatiques mâles et femelles.

FIG. **25.** Idem.

FIG. **26.** Noyau après la fusion des éléments de sexe différent, se préparant à la première division sporogoniale.

FIG. **27.** *Sporogonie.* Premières divisions. Existence du caryosome

FIG. **28** *a.* Idem. Stades de repos, divisions, et figures étoilées.

FIG. **28** *b.* Aspect anormal et exceptionnel de la sporogonie.

FIG. **29.** Sporogonie, séparation d'îlots protoplasmiques plurinucléés.

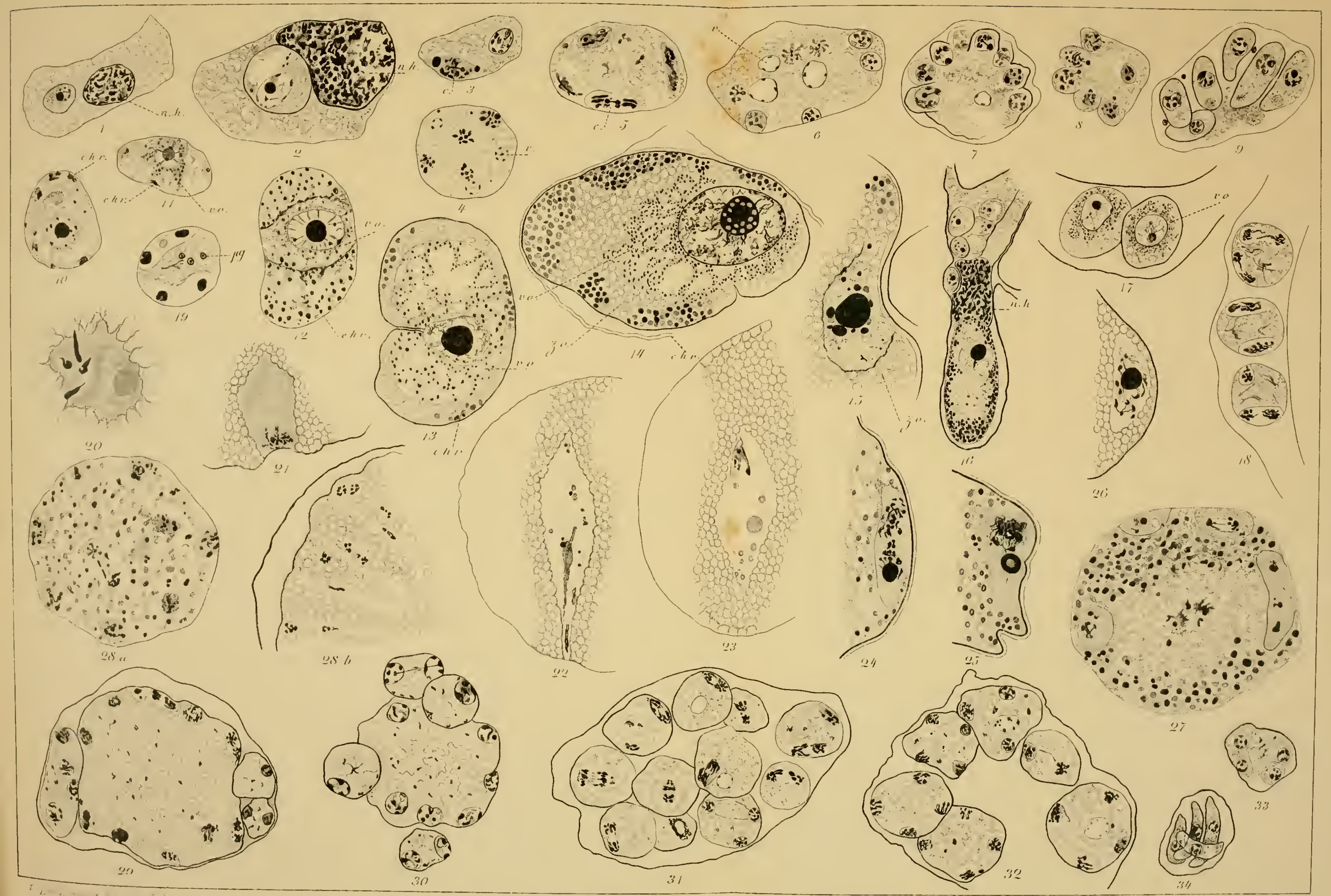
FIG. **30.** Idem.

FIG. **31.** Divisions au sein du sporocyste.

FIG **32.** Formation de quatre sporozoïtes dans chaque sporocyste.

FIG. **33.** Idem.

FIG. **34.** Sporozoïtes mûrs dans le sporocyste.



n.h.
c.
v.
chr.
v.o.
fg
j.o.
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28 a
28 b
29
30
31
32
33
34

CONTRIBUTION

A L'ETUDE

de l'Ovule, du Sac embryonnaire et de la Fécondation

DANS LES ANGIOSPERMES

(*Neottia ovata*, *Orchis latifolia*, *O. maculata*, *Epipactis palustris*, *E. latifolia*).

PAR

Camille VERMOESEN.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(*Mémoire déposé le 24 mars 1911.*)

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

de l'Ovule, du Sac embryonnaire et de la Fécondation

DANS LES ANGIOSPERMES

(*Neottia ovata*, *Orchis latifolia*, *O. maculata*, *Epipactis palustris*, *E. latifolia*) (¹).

INTRODUCTION.

Le présent travail a pour objet l'ovulogénèse, la macrosporogénèse et l'embryogénèse dans les Angiospermes, particulièrement dans *Neottia (Listera) ovata*, *Orchis maculata* et *Orchis latifolia*, *Epipactis palustris* et *Epipactis latifolia*, plantes que nous avons trouvées abondamment à notre disposition.

Méthodes.

La fixation se faisait de préférence le matin, entre 8 et 11 heures, et se répétait tous les 10 ou 15 jours, parfois même, à certains moments critiques, deux fois par semaine, de façon à nous assurer la possession de tous les stades de l'évolution.

Nous avons commencé à fixer le *Neottia* le 5 mars et cessé le 10 juin.

Nous avons commencé à fixer l'*Orchis latifolia* le 8 avril et cessé le 10 juin.

(¹) Nous publions ce travail tel que nous l'avions rédigé en juillet 1909. Nous en avions retardé la publication parce que nous comptions y ajouter de nouveaux chapitres. Les circonstances nous ont forcé à interrompre nos recherches.

Nous avons commencé à fixer l'*Orchis maculata* le 20 mai et cessé le 21 août.

Nous avons commencé à fixer l'*Epipactis palustris* le 6 juin et cessé le 31 août.

Nous avons commencé à fixer l'*Epipactis latifolia* le 3 juillet et cessé le 5 septembre.

Les premiers stades ne sont pas représentés dans notre matériel de chacune des espèces mentionnées. Cependant une bonne partie de l'ovulogénèse, toute la macrosporogénèse, ainsi que toute l'embryogénèse leur sont communes, et nous avons été frappé de la parfaite uniformité avec laquelle les différents phénomènes s'y déroulent. Aussi avons-nous cru pouvoir nous dispenser de décrire séparément chacune des espèces en question : nous emprunterons nos figures tantôt à l'une, tantôt à l'autre indistinctement.

Lors de la fixation, toutes les précautions ont été prises en vue d'une imprégnation immédiate et totale des objets par le liquide fixateur, l'opération se faisant toujours sur place. Les solutions employées étaient celles de Bouin et de Flemming. Cette dernière se préparait soit d'après la formule de Bonn, concentrée ou étendue de son volume d'eau, soit d'après les indications de Chamberlain (33).

C'est la liqueur de Bouin qui nous a donné régulièrement les meilleurs résultats. Celle de Flemming paraît ne pas convenir aux espèces en question. Nous attribuons cet insuccès au traitement par l'eau oxygénée que comporte ce mode de fixation.

L'enrobage se faisait par la méthode ordinaire.

Nous avons coloré nos coupes, généralement faites à 5 ou 7 1/2 μ d'épaisseur, par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, avec ou sans rouge Congo. Parfois nous nous sommes servi de l'hématoxyline de Delafield.

Nous avons divisé notre travail en deux parties : la première traitera de l'ovulogénèse, la seconde de la macrosporogénèse et de l'embryogénèse.

I^e PARTIE.

Ovulogénèse.

Notre but sera, dans cette première partie, d'examiner l'origine de l'ovule de quelques Angiospermes, pour tâcher d'en déduire avec plus de précision la valeur réelle qu'il faut attribuer aux constituants essentiels de cet organe et d'établir leurs homologies avec les éléments du sporange des Ptéridophytes.

Cette question d'homologie, qui nous avait paru tout d'abord assez nettement résolue par les travaux antérieurs, s'est élargie quand nous en sommes venu à nous demander comment il faut interpréter la formation des ovules de certaines Orchidées. Il nous a semblé qu'il y avait lieu de compléter les conceptions que l'on se faisait jusqu'ici touchant la signification de certaines portions très importantes de l'ovule. Les nouvelles idées que nous aurons l'occasion d'émettre ont l'avantage de rapprocher plus étroitement l'ovule des Phanérogames du sporange des Ptéridophytes.

Le problème actuel est de ceux dont l'importance au point de vue de la morphologie comparée n'échappe à personne. C'est en effet un des éléments capitaux pour la phylogénie végétale de connaître les modes suivant lesquels le sporophyte en arrive à former et à développer ses organes et ses cellules reproductrices, c'est-à-dire ses *sporanges* et ses *spores tétradiques*, dans les grandes subdivisions des Cormophytes.

Il est donc de première nécessité, pour qu'on puisse faire des comparaisons fondées et utiles, que l'on définisse exactement les homologies qui relient entre elles les formes différentes que revêtent les mêmes organes ou parties d'organes dans les différents groupes.

Puisse le présent travail apporter quelque appoint utile dans ce sens.

A. COUP D'ŒIL GÉNÉRAL SUR LA QUESTION [1].

Tout le monde sait que l'ovule des Angiospermes, de même que celui des Gymnospermes, est un eusporange.

Il est de plus un macrosporange produisant généralement, par deux cinèses de maturation, quatre macrospores virtuelles.

Là s'arrètent pour ainsi dire nos connaissances positives certaines. Quant à la valeur réelle du *placenta*, du *funicule*, du *nucelle* et des *organes tégumentaires* des Phanérogames, on ne peut jusqu'ici affirmer rien de catégorique à ce sujet.

Nous nous occuperons principalement ici de la signification qu'il faut attribuer au placenta, au funicule et au nucelle des Angiospermes; le cadre de notre travail ne nous permet pas de discuter in extenso la question des téguments.

Il nous faut, pour mieux définir l'état de la question, rappeler brièvement le schéma suivant lequel se développent les sporanges et les spores dans les groupes fondamentaux que nous avons à comparer.

Comme type d'eusporange isosporé, nous pouvons considérer celui de *Botrychium*.

Il se forme, aux dépens de cellules sous-épidermiques du sporophylle, de petites protubérances hémisphériques. Bientôt, au sommet de ces massifs, une cellule sous-épidermique se différencie en « archéspore primitive » et, par des divisions se produisant suivant les trois dimensions, donne lieu finalement à la formation d'un massif plus ou moins sphérique, dont toutes les cellules deviennent à un moment donné des cellules-mères de spores fertiles : chacune d'elles se divise à ce moment, par deux cinèses de maturation, en une tétrade. Les cellules adjacentes au massif sporogène, — y compris l'épiderme primitif, — se divisent pendant ce temps par des divisions tangentielles pour fournir les cellules de tapis et de paroi.

Il faut remarquer toutefois que l'on trouve des protubérances dans lesquelles se différencient plus d'un massif sporogène, ceux-ci séparés par des couches de cellules stériles. Nous croyons avec BOWER (34) que l'on doit

(1) Nous avons cru nécessaire, pour bien définir l'état de la question, de répéter, dans ce paragraphe et dans le suivant, des choses bien connues. C'était aussi le seul moyen de préciser la portée de nos conclusions.

considérer ces massifs multiples comme dérivant d'un *tissu sporogène unique*, tissu que certaines rangées de cellules, virtuellement fertiles, mais ne subissant pas la différenciation archésporiale, ont découpé de bonne heure en deux ou plusieurs compartiments effectivement fertiles, se développant chacun en un sporange.

Il se présente en effet, pour confirmer cette manière de voir, des formes de transition très suggestives (voir BOWER, p. 453, fig. 252, 253).

Si nous envisageons maintenant l'origine d'un sporange de Ptéridophyte hétérosporé, par exemple le macrosporange d'*Isoëtes*, nous y noterons les caractères intéressants que voici :

A la base du sporophylle, on trouve indiquées, à un moment donné, sous l'épiderme, des cellules archésporiales. Celles-ci se divisent et donnent naissance à un massif composé de cellules, toutes virtuellement cellules-mères de macrospores, mais qui subissent une différenciation très marquée. Tout d'abord des traînées de cellules stériles parcourent transversalement le massif sous forme de lamelles ou « trabécules ». De plus les portions sporogènes comprises à l'intérieur de ces trabécules restent encore presque entièrement stériles et il ne se différencie que quelques rares cellules-mères de macrospores, situées isolément ou au nombre de deux au centre des groupes cellulaires limités par les trabécules : les cellules qui les environnent jouent un rôle nourricier, comme cellules de tapis. La cellule-mère privilégiée s'accroît considérablement et se divise en une tétrade de macrospores.

Passons maintenant à la description de la formation de l'ovule et de la macrospore des Angiospermes, telle qu'on la donne généralement.

Aux dépens de quelques cellules sous-épidermiques des feuilles carpellaires formant l'ovaire, il se forme une protubérance assez massive, laquelle, à un stade plus ou moins avancé, se différencie en plusieurs parties. La tête du nouvel organe se renfle en un nucelle, s'enveloppe d'un ou deux téguments et est porté par un funicule. A un stade plus ou moins avancé, il se différencie au sein du nucelle, au sommet de la ligne axiale de cet organe, une cellule immédiatement sous-épidermique. Celle-ci peut ou bien devenir immédiatement la cellule-mère du sac embryonnaire, ou bien donner d'abord vers l'extérieur, quelques cellules de tapis et ne devenir qu'ensuite la cellule-mère du sac embryonnaire.

La cellule-mère elle-même s'accroît considérablement et se divise ensuite, dans les cas les plus complets, par deux cinèses de maturation, en

une tétrade de cellules qui sont les macrospores virtuelles, mais dont une seule se développe normalement en macrospore fertile, le sac embryonnaire; les autres, de même que parfois une partie des cellules du nucelle, sont résorbées par le sac embryonnaire au cours de son développement ultérieur.

Ces ovules peuvent se trouver échelonnés en nombre plus ou moins grand le long de certaines lignes des carpelles, et être insérés sur ces derniers soit isolément et directement, soit par l'intermédiaire d'une protubérance spéciale allongée qui les relie tous par leur base, le *placenta*.

Nous avons dit plus haut quelles sont nos connaissances certaines au sujet des homologies qui existent entre les parties essentielles de ces différents organes que nous venons de décrire.

Que l'ovule d'Angiosperme est un sporange, il n'y a pas à en douter : le *sac embryonnaire* est l'homologue d'une macrospore d'*Isoëtes* et d'une spore de *Botrychium*. Mais si nous remontons vers son origine, les difficultés naissent dès les premiers pas. Nous pouvons distinguer deux cas :

1° ou bien une cellule sous-épidermique du nucelle se transforme directement, sans se diviser préalablement, en une cellule-mère définitive du sac embryonnaire : dans ce cas, cette cellule privilégiée, qui est certainement l'homologue des *cellules-mères définitives* des spores de *Botrychium* et des macrospores d'*Isoëtes*, est-elle en même temps, à elle seule, homologue de l'archéspore primitive de *Botrychium?* En d'autres mots, la réduction du tissu sporogène à une seule cellule se serait-elle produite *simplement* par la suppression complète de toutes les divisions qui caractérisent le *stade de multiplication* que parcourt en général une archéspore primitive?

2° ou bien la cellule sous-épidermique se divise par une cloison péricline et sépare vers l'extérieur une « cellule de calotte », qui peut se diviser encore à son tour et former deux ou trois cellules de paroi. Pendant ce temps, l'intérieure devient la cellule-mère du sac embryonnaire. On admet généralement que ces cellules de paroi sont homologues des couches de tapis dans les sporanges de Ptéridophytes. Il est bien vrai que dans *Botrychium* nous avons vu que ces couches se forment aux dépens de cellules non sporogènes; mais dans d'autres Ptéridophytes elles sont ou bien partiellement (Sélaginelle, par exemple), ou bien totalement (Filicinées leptosporangiates) fournies par des cellules théoriquement fertiles. De même on

pourrait dire que les couches de paroi des loges polliniques des Angiospermes dérivent aussi d'une archéspore primitive.

Il est évident dès lors que, dans ce second cas, la première cellule hypodermale du nucelle n'est plus homologue de la cellule-mère définitive des macrospores. Mais peut-on dire qu'elle est, *à elle seule*, homologue de l'archéspore primitive de *Botrychium?* Ou, en d'autres termes, l'ensemble de la cellule-mère du sac embryonnaire et des cellules de calotte représente-t-il *tout* ce qui est homologue de l'ensemble d'un macrosporange adulte d'*Isoëtes?*

Les questions d'homologie que nous venons de soulever pourraient, si on ne considérait que les cellules sous-épidermiques du nucelle, se résoudre par l'affirmative. Mais alors, il resterait à élucider quelles sont les homologies du nucelle lui-même, du funicule, du placenta, par rapport aux sporanges des Ptéridophytes.

Cette dernière question est très importante et, au fond, elle est corrélative de celle qui concerne l'homologie exacte de l'archéspore primitive des Angiospermes. Le problème se réduit à déterminer rigoureusement quelle est la valeur réelle de la cellule qui se différencie la première sous l'épiderme du nucelle. Et pour pouvoir le résoudre d'une façon naturelle et aisée, nous sommes finalement amené à désirer une modification de l'interprétation actuellement admise. En effet, on peut se demander si la conception qui représente l'initiale sous-épidermique du nucelle comme homologue, *à elle seule*, de tout l'« archesporium » primitif de *Botrychium* et d'*Isoëtes*, n'est pas trop étroite et si ce n'est pas *le nucelle tout entier* qui représente l'homologue cherché. Pour faire comprendre ce que nous voulons signifier, rappelons que, dans l'*Isoëtes*, malgré la réduction considérable du nombre des cellules finalement fertiles, le tissu sporogène primitif n'est aucunement entravé dans sa multiplication, et que les cellules-mères définitives se différencient à un stade de développement très avancé du sporange au sein d'un *massif sporogène* abondant restant stérile. Ce dernier est utilisé dans la suite aux fins d'assurer aux rares cellules privilégiées une abondante nutrition. Or, ce besoin d'un tissu nourricier ne se fait-il pas sentir d'une manière bien plus impérieuse dans les Angiospermes, où il y a à pourvoir au développement non seulement de la macrospore, mais encore du gamétophyte et même du jeune embryon qui en dérivent, tout cela au sein de l'organe qui les produit et sans que celui-ci quitte la plante-mère. Comment concilier cela avec une réduction, poussée

à l'extrême, du tissu sporogène, alors que celui-ci, dans les groupes immédiatement inférieurs, pour ne parler que des Ptéridophytes, se montre toujours si bien adapté à remplir le rôle nourricier si nécessaire que nous venons de constater.

De fait, nous voyons que les cellules qui environnent le sac embryonnaire, c'est-à-dire les cellules du nucelle, sont aussi résorbées plus ou moins complètement au profit de cette unique cellule fertile et des produits auxquels elle donne naissance.

Dès lors nous nous sentons autorisé à nous demander si l'on ne peut pas rationnellement attribuer au nucelle tout entier la valeur que l'on donne aux cellules virtuellement sporogènes qui entourent les cellules-mères différenciées des macrospores d'*Isoëtes* et qui en sont théoriquement homologues.

En d'autres mots, ne peut-on pas dire que la cellule-mère qui se différencie à un stade assez tardif dans l'ovule ou macrosporange des Angiospermes est homologue ou bien des cellules-mères définitives de macrospores qui se différencient dans le sporange adulte d'*Isoëtes*, ou bien d'une cellule archésporiale plus jeune d'un même sporange, laquelle se divise encore une ou deux fois avant de devenir cellule-mère définitive, ceci dans le cas où il se produit des cellules de tapis dans le nucelle?

Nous serions ainsi amené à écarter comme non adéquate l'assimilation de la cellule-mère primitive du sac embryonnaire à une archéspore primordiale de Ptéridophyte, et à considérer *tout le nucelle* comme représentant un massif théoriquement sporogène, dérivant, par l'intermédiaire d'un véritable stade de multiplication sporogoniale, d'un archésporium primitif?

Il y a plus : ne faut-il pas élargir encore cette conception et l'étendre au funicule et au placenta eux-mêmes?

Cette interprétation, qui paraît maintenant un peu excessive, hasardée peut-être, se présente à l'esprit avec un caractère de probabilité singulièrement rassurant quand on étudie attentivement le développement du macrosporange dans les Angiospermes eux-mêmes.

C'est même tout d'abord de notre étude sur l'origine de l'ovule dans les orchidées mentionnées que sont nées, un peu vagues, il est vrai, toutes ces questions. L'examen ultérieur de la bibliographie concernant le même objet dans d'autres Angiospermes nous a éclairé notablement et a précisé les idées en nous confirmant dans notre manière de voir. Dans l'exposé de notre travail, cependant, nous avons cru devoir intervertir cet ordre.

Nous commencerons par relever d'abord parmi les descriptions connues celles qui justifient la conception que nous venons de définir. Ensuite, les faits nouveaux que nos observations personnelles nous ont amené à observer dans les Orchidées, nous permettront d'étendre nos conclusions et de compléter les notions acquises.

B. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES [1] ET DÉFINITION DE LA QUESTION.

A la suite des travaux de HOFMEISTER, STRASBURGER, etc., WARMING (1) a montré qu'il faut attribuer l'origine de la jeune protubérance ovulaire à des divisions cellulaires qui s'opèrent en-dessous de l'épiderme, soit dans les cellules immédiatement sous-épidermiques, soit dans la seconde ou même la troisième assise de cellules sous l'épiderme. En tout cas, jamais l'ovule ne se forme aux dépens de cellules épidermiques; si HOFMEISTER (2) a pu avancer le contraire pour l'ovule d'*Orchis*, il a été prouvé par STRASBURGER (3) que cette description est inexacte sous ce rapport et que l'ovule des Orchidées (*Orchis*, *Gymnadenia*) prend naissance par la division transversale d'une cellule sous-épidermique. Dans les préparations que nous avons eues sous les yeux (*Orchis maculata*, *Orchis latifolia*, *Epipactis palustris*, *Epipactis latifolia* et *Neottia ovata*), nous avons pu vérifier pleinement la démonstration de STRASBURGER.

La description qu'on donne généralement de l'origine et du développement de l'ovule des Angiospermes, à la suite des admirables travaux cités ci-dessus, est trop connue pour que nous nous arrêtions à la transcrire ici. On la trouve d'ailleurs très bien détaillée dans l'excellent ouvrage de COULTER et CHAMBERLAIN (4). — Il en est autrement si l'on veut trouver, chez les nombreux auteurs qui se sont occupés de cette question, des renseignements précis au sujet de l'origine première du placenta et des protubérances ovulaires. La plupart se bornent à en constater plus ou moins la présence, et ne commencent leurs observations qu'à partir du moment où se dessine dans l'ovule, ou plutôt dans le nucelle, la différenciation de la cellule-mère du sac embryonnaire.

---

[1] Notre intention n'est pas d'exposer ici l'énorme bibliographie du sujet, mais seulement d'y recueillir les données qui sont aptes à éclairer les problèmes que nous étudions.

Il est vrai que l'on n'aperçoit pas, à première vue, quelle importance l'étude des stades précédents pourrait bien avoir pour la morphologie végétale comparée. Cependant, les présentes recherches au sujet des premières étapes du développement du placenta et des protubérances ovulaires nous ont ouvert les yeux sur un champ d'études d'un intérêt très vif et qui permettront de préciser beaucoup de notions, actuellement très vagues, concernant les homologies qui doivent exister entre le sporange des ptéridophytes et le macrosporange des phanérogames.

Les premières observations intéressantes à ce sujet nous sont fournies par le travail de WARMING cité plus haut. Dans les ovules très petits, comme ceux de *Gesneria*, il voit que *seulement deux ou trois cellules sous-épidermiques* se divisent pour former le « mamelon ovulaire », et l'auteur semble suggérer l'idée qu'elles dérivent peut-être d'une cellule primordiale unique.

Dans d'autres plantes, il observe que le nombre de *files de cellules* intérieures qui apparaissent sur les coupes longitudinales médianes de jeunes ovules, est d'une fixité remarquable pour certaines espèces. Ainsi ce nombre est de 6 dans l'*Aristolochia*, de 5 dans les *Ribes*, *Verbascum* et *Viola tricolor*, de 4 dans *Senecio*, etc.

Il n'est pas sans intérêt de noter non seulement cette constance du nombre, mais encore l'existence même de ces files cellulaires et la régularité rigoureuse qui les distingue dans certains types, tels que le *Viola* (voir les figures de l'auteur). En effet, elle montre évidemment que l'ovule s'est produit par des divisions exclusivement transversales *de certaines cellules déterminées*, lesquelles se ramènent très probablement à quelques cellules sous-épidermiques du placenta ovulaire. De plus, le fait du nombre fixe des files cellulaires appelle des recherches nouvelles pour savoir si elles ne dérivent pas d'un nombre très restreint de cellules sous-épidermiques, peut-être même d'une seule.

Une semblable tentative a été faite avec beaucoup de succès par L. KOCH (5) sur le *Monotropa hypopitys*, où le nucelle — peu épais, il est vrai, — dérive tout entier d'une cellule sous-épidermique du placenta. Celle-ci commence par s'accroître et se divise ensuite par deux divisions anticlines perpendiculaires entre elles et interrompues par des divisions tangentielles, produisant ainsi une protubérance qui soulève l'épiderme et se compose de quatre files cellulaires très courtes, dans certains cas de huit octants seulement.

Dans la suite, les divisions se font exclusivement dans un plan perpen-

diculaire à l'axe du nouvel organe. Cependant une cellule terminale d'une des quatre rangées, en glissant pour ainsi dire sur ses voisines, prend la tête de tout le massif et devient directement l'*archéspore*.

Il arrive, dans des cas exceptionnels, qu'une cellule donnée se place à la tête de ses voisines, à un stade très précoce, même déjà lors de la première segmentation de la cellule sous-épidermique primitive. Or, dans ces cas, cette cellule se divise encore une ou deux fois vers la base par des cloisons transversales, avant de devenir strictement homologue des archéspores qui se différencient normalement à un stade plus avancé.

Pendant ce temps aussi, la cellule terminale d'une des trois autres rangées s'accroit considérablement, puis, par des divisions successives, fournit la plus grande partie du nucelle. Par ce fait même, les autres cellules voisines restant sensiblement inertes, cette cellule nucellaire provoque le recourbement anatropique de l'ovule. Dans le *Monotropa*, le nucelle provient donc *tout entier* des divisions d'une unique cellule sous-épidermique.

Le même auteur dit avoir montré ailleurs (6) que l'ovule des Crassulacées, plus massif que celui de *Monotropa*, remonte également à une seule cellule sous-épidermique, et il ajoute que l'examen comparé de ses figures de *Monotropa* (Koch, Pl. IX, fig. 2) et de celles qui accompagnent le mémoire de Warming (1) ne lui laisse aucun doute à l'égard d'une origine identique pour l'ovule de *Gesneria* (Warming, Pl. XII, fig. 19) et peut-être aussi pour l'ovule de *Senecio vulgaris* (Ibid., Pl. XII, fig. 1-13), *Begonia heracleifolia* (Ibid., Pl. IX, fig. 7-10) et *Peperomia candida* (Ibid., Pl. VIII, fig. 1-9). Enfin, « la bibliographie étant relativement muette sur cette question, de nouvelles recherches devront montrer, — dit l'auteur, — à quel point la description que nous venons de donner peut prétendre à une généralisation.... Une telle origine s'accorderait bien avec l'interprétation morphologique qu'on donne de l'ovule, comme étant une « émergence » homologue du sporange des cryptogames » (p. 226).

Telles sont les données qui nous intéressent ici concernant la première origine de l'ovule.

Nous devons nous arrêter aussi, au point de vue actuel, sur les cas d'*archésporium pluricellulaire*. La première constatation est celle de Warming : « Il peut arriver, dit-il, que les cellules voisines de la grande cellule centrale prennent un développement semblable à la cellule centrale; dans ce cas, l'ovule renfermerait plusieurs ébauches de sacs embryonnaires » (op. cit., p. 210).

Les observations de STRASBURGER (7) sur le développement de l'ovule de *Rosa livida* furent plus importantes. Dans cette plante on trouve, en effet, différenciées à un stade assez jeune, plusieurs cellules-mères primordiales qui semblent s'être multipliées par des divisions anticlines et qui ont fourni chacune vers l'extérieur une cellule de calotte : celle-ci à son tour s'est elle-même déjà segmentée, surtout par des cloisons périclines.

L'ensemble de ces cellules de calotte et des cellules-mères primitives provient de quelques cellules sous-épidermiques. Les cellules-mères primitives se divisent ensuite chacune en une rangée de cellules au nombre de 4, parfois 5 ou même 6. Puis quelques-unes de ces cellules-filles commencent à grandir et deviennent les cellules-mères définitives; ce sont généralement les cellules supérieures qui se développent ainsi, à moins que des relations d'espace ne les en empêchent : dans ce cas, c'est une cellule-fille voisine qui se différencie. Les cellules ainsi privilégiées écrasent les autres dans leur développement et en outre il s'établit bientôt entre elles, au cours des divisions qui préparent les mégaspores ou sacs embryonnaires proprement dits, une lutte très vive, dans laquelle une seule l'emporte finalement et se développe jusqu'à atteindre enfin, par son extrémité antérieure, les téguments.

Dans le même ouvrage, le savant Professeur de Bonn décrit la formation d'un semblable tissu sporogène dans *Fragaria vesca* par un processus identique, sauf toutefois cette différence : avant même qu'une division ne se produise dans les autres archéspores, celle du milieu prend les devants, s'accroît, se divise et donne le sac embryonnaire, en sorte que les autres n'atteignent guère un développement ultérieur, mais sont détruites par la première.

Ce cas est intéressant en ce qu'il constitue une transition entre celui de *Rosa livida* et le type normal des Angiospermes, ainsi que nous le montrerons encore plus loin. STRASBURGER termine cette description en disant qu'un examen plus étendu des Rosacées ferait connaître de nombreuses formes intermédiaires.

Plusieurs auteurs se livrèrent dans la suite à l'étude de l'ovule des Rosacées. Ainsi FISCHER (8), étudiant divers genres (*Geum*, *Sanguisorba*, *Agrimonia*, *Rubus* et *Cydonia*), y découvrit partout un archésporium se développant d'une façon analogue à celle décrite par STRASBURGER.

Vinrent ensuite les données de GUIGNARD (9) sur *Eriobotrya japonica*, le travail de MURBECK (10) sur *Alchemilla alpina*, et les recherches de

Péchoutre (11) sur de très nombreux genres appartenant aux groupes les plus variés des Rosacées (Pirées, Amygdalées, Spirées, Agrimoniées, Rosées, Rubées, Potentillées) : tous ces auteurs retrouvent dans tous les spécimens étudiés le développement d'un archésporium multicellulaire comme l'avait décrit Strasburger; notamment, d'après Murbeck, *Alchemilla* se rapproche du type *Fragaria*.

Nous devons faire remarquer, du moins pour ceux de ces travaux que nous avons pu examiner, que les descriptions ne contiennent pas les éléments suffisants au sujet du développement même de cet archésporium, et nous en sommes réduit à renouveler le vœu exprimé en 1879 par Strasburger, que des recherches *plus détaillées* fassent découvrir les formes intermédiaires entrevues par ce savant botaniste.

En 1902, Webb (12) s'occupa de plusieurs plantes appartenant soit au groupe des Spirées, soit aussi à la famille toute voisine des Saxifragacées. Il y découvrit (*Astilbe japonica*, etc.) des cellules archésporiales comparables, quant à leur développement, à celles de *Rosa livida*.

Pendant que ces recherches se poursuivaient sur le groupe des Rosacées, d'autres ordres végétaux avaient été l'objet d'études fort intéressantes. Ainsi en 1891 parurent les résultats sensationnels des recherches de Treub (13) sur l'ovule des Casuarinées, cette famille étrange, qui occupe une place si exceptionnelle parmi les Angiospermes. Ce distingué botaniste y observa, notamment dans l'ovule très jeune, un petit nombre de cellules archésporiales primitives, lesquelles, après avoir séparé chacune une cellule de paroi vers l'extérieur, produisent, par une série de divisions principalement périclines, un épais massif, plus ou moins cylindrique, de cellules sporogènes : ce tissu est nettement limité sur ses bords antérieurs et latéraux, mais non vers la base, où il se prolonge dans une zone de cellules qui, d'après Treub, seraient douées d'une forte croissance intercalaire : ce qui ferait penser que la masse sporogène ne dérive pas tout entière des archéspores primordiales décrites. Il est vrai que Frye (14), ayant repris cette étude en 1903 sur *Casuarina stricta*, semble mettre ce point en doute et déclare ne pas avoir observé dans cette plante cet accroissement intercalaire aux dépens de cellules autres que celles dérivant des cellules archésporiales primitives [voir fig. 3*a*, 4 et 5 de l'auteur ([1])].

([1]) Il faut observer néanmoins que l'espèce étudiée par Frye n'était pas parmi celles qu'examina Treub. Celui-ci étudia : *C. glauca*, *C. rhumphiana* et *C. suberosa*.

Quoi qu'il en soit, chacune des cellules archésporiales définitives se divise en une tétrade de cellules, dont généralement une seule se développe : seulement la plupart des cellules qui commencent leur développement restent encore en arrière au cours de leur évolution ultérieure et n'arrivent le plus souvent qu'à agrandir leur noyau. Parfois cependant plusieurs (2 à 12) arrivent au stade de sac embryonnaire mûr, c'est-à-dire apte à la fécondation : elles sont toutes situées dans la partie centrale du tissu fertile. Enfin une seule d'entre elles est fécondée, se développe et écrase tout le reste.

Quelque temps après (1894), Miss Benson (15) décrivit dans le *Carpinus* un massif sporogène analogue et, dans les genres *Fagus*, *Castanea* et *Corylus* [appartenant tous, de même que le *Carpinus*, au même groupe des *Fagales* (Engler)], elle constata la présence d'un archésporium pluricellulaire. Plus tard, A. H. Conrad (16) trouva dans le *Quercus velutina*, du même groupe, un tissu également massif, situé dans la moitié supérieure du nucelle, et qui « manifeste clairement le caractère archésporial ». Seulement, ici une seule des archéspores, située plus ou moins au centre du tissu, se développe normalement et écrase les autres. Il arrive que deux cellules latéralement voisines de la cellule privilégiée commencent aussi leur développement, mais elles sont bientôt écrasées et n'arrivent tout au plus qu'au stade de sac embryonnaire renfermant quatre noyaux. L'auteur a remarqué aussi que parfois *deux archéspores superposées* effectuaient la première cinèse de maturation.

Une semblable masse de cellules sporogènes se trouve encore, d'après Karsten (17), dans *Juglans cordiformis*.

En outre Chamberlain (18) signala dans le *Salix* la présence occasionnelle de deux, trois ou même six archéspores, et, dans *Populus tremuloïdes*, la présence de cinq ou six archéspores.

Parmi les Ranunculacées, des faits analogues sont fréquents. Depuis longtemps ('82), Guignard (9) avait signalé dans *Clematis cirrhosa* l'existence plus ou moins fréquente de deux archéspores, et Mottier (19) examinant, plusieurs années après, diverses espèces de cette famille, y découvrit une grande variété de formes en ce qui concerne l'archésporium. Dans *Delphinium tricorne*, il trouva souvent deux ou trois cellules-mères et parfois même deux sacs embryonnaires développés. Dans *Caltha palustris*, le nombre en était plus considérable (cinq et davantage), « forming in many cases what seems to be a massive archesporium » (voir fig. 11 et 12 de l'auteur).

Dans *Anemonella thalictroïdes* et *Thalictrum diricum*, les jeunes ovules avaient les cellules terminales (sous-épidermiques) du massif nucellaire nettement différenciées des cellules sous-jacentes, « *suggesting a primitive archesporium* ». Dans les stades ultérieurs, MOTTIER ne trouva jamais qu'une seule cellule développée en sac embryonnaire.

Divers *Ranunculus* (*Ranunculus abortivus, recurvatus* et *septentrionalis*) présentent deux ou trois cellules archésporiales nettement distinctes. Mais parfois certains aspects, dans les cellules voisines du nucelle, semblent indiquer une tendance à produire un archésporium massif, tendance arrêtée à un certain stade au profit d'une seule cellule-mère, laquelle se hâte de devancer les autres et de former la macrospore unique.

Quelque temps après, COULTER (20) reprit en détail l'étude de certains *Ranunculus* à ce point de vue. Il confirma et renforça encore les données de MOTTIER. Il observa souvent dans *Ranunculus septentrionalis* des groupes de cellules archésporiales nettement différenciées, dont le nombre varie de 2 à 13 (voir fig. 24-26 de l'auteur). Conformément à la description de MOTTIER, il ajouta que, dans certains cas, les cellules contiguës, par leurs dimensions et leur aspect général, montrent nettement un caractère archésporial, de sorte qu'il devient difficile parfois de tracer des limites bien nettes à l'archésporium. *Celui-ci se continue ainsi, par une transition insensible, des cellules nettement archésporiales vers les cellules du nucelle sans différenciation aucune.* « The evidence is clear, conclut avec raison COULTER, that the single archesporial cell of Ranunculus is but *the remnant of an archesporial mass of cells, which still appears in various stages of sterilization* » (COULTER, loc. cit., p. 78) [1].

Nous devons à l'obligeante amitié de M. VANDENBROECK, notre compagnon d'études au laboratoire de M. le Professeur GRÉGOIRE, d'avoir pu nous rendre compte par nous-même d'aspects tout à fait identiques à ceux que décrit COULTER, et cela dans l'ovule d'une Monocotylédonée, l'*Ornithoga-*

[1] Dans l'admirable ouvrage de COULTER et CHAMBERLAIN (Morphology of Angiosperms), nous retrouvons des idées analogues : « Doubtless all of the hypodermic cells are potentially archesporial and there is reason for believing that the deeper cells of the nucellus... may be also... It is not always easy to determine just how many hypodermic cells are to be included in the archesporium, for there is often complete gradation from cells with the size and staining reaction of undoubted archesporial cells to those showing neither increase in size, nor the characteristic staining reaction. For this reason the number of cells recorded as constituting the archesporium *in many plants* cannot be regarded as precise, but as approximate. »

lum umbellatum, qui fait actuellement, de la part de notre ami, l'objet d'une étude détaillée.

Les *Rubiacées* soumises à un examen très étendu par LLOYD (21) montrent dans toutes leurs formes (33 espèces appartenant à 9 genres) un archésporium composé de sept à quinze cellules, les plus grands nombres étant atteints dans les Galiées. Chacune de ces cellules donne une tétrade habituelle de quatre macrospores disposées en série linéaire. Dans certains cas, deux ou plusieurs macrospores commencent leur développement, parfois même dans la même tétrade. Cependant, d'ordinaire, c'est la macrospore la plus intérieure d'une tétrade centrale qui devient finalement l'unique sac embryonnaire.

Des faits analogues se passent dans certaines Crucifères. M. VANDENDRIES, — dans un travail qui est actuellement en voie de publication et dont, par le bienveillant intermédiaire de M. le Professeur GRÉGOIRE, il nous a gracieusement communiqué les dessins et descriptions nécessaires (¹), — trouve régulièrement presque tout le nucelle de *Cardamine* composé de quelques grandes cellules à caractère archésporial, très allongées suivant l'axe de l'organe et se divisant chacune en une tétrade bien régulière; ordinairement une cellule de chaque tétrade se développe ensuite en sac embryonnaire et enfin une seule encore d'entre elles prend le dessus aux dépens de ses sœurs.

Outre ces différents types à archésporium plus ou moins massif, il existe, répandus probablement dans toute l'échelle des Angiospermes, de nombreux cas de « poly-archésporie ». Jusqu'ici un nombre relativement peu élevé de ces cas ont été signalés, mais nous ne doutons pas, ainsi que MOTTIER le suggérait déjà en 1895, que des recherches plus approfondies et orientées dans cette direction « montreront que le phénomène est bien plus général et largement répandu ». L'auteur y ajoute la réflexion : « Reste à savoir jusqu'à quel point ce fait jettera un jour la lumière sur l'origine des Angiospermes; il est certain cependant qu'il apporte un appoint essentiel à la phylogénie des Spermaphytes ».

Nous citerons enfin les espèces ou les groupes où l'on a jusqu'ici rapporté la présence de plusieurs archéspores (2, 3 ou 4) au sommet du nucelle. Nous avons le pressentiment intime, pour ne pas dire la convic-

---

(¹) Le travail a paru depuis que ces lignes ont été écrites : R. VANDENDRIES, *Contribution à l'étude du développement chez les Crucifères;* La Cellule, t. XXVI, 1909.

tion, que dans beaucoup de cas un nouvel examen ferait découvrir dans les cellules du nucelle voisines des cellules archésporiales nettes, des caractères de différenciation d'ordre « transitionnel », tels que les a décrits COULTER.

Ce sont, outre les exemples déjà cités au cours de cet aperçu historique :

Parmi les **Santalacées** : le *Thesium* (1).

» **Loranthacées** : le *Viscum* et le *Loranthus* (22).

» **Balanophoracées** : le *Helosis?* (23) et le *Rhopalocnemis phalloïdes* (4).

Parmi les **Crucifères** : *Isatis* (archésporium massif?) (24), *Capsella* (9); — *Cheiranthus cheiri* (25); — *Draba, Sisymbrium* (VANDENDRIES).

Parmi les **Papilionacées** : *Trifolium pratense* (4 et 26).

» **Cistacées** : *Helianthemum* (8).

» **Contortées** : les Asclépiadées (27).

» **Composées** : *Chrysanthemum* (4), *Senecio* (28), *Pyrethrum balsaminatum* (29), *Taraxacum officinale* (30).

Jusqu'ici nous n'avons parlé que des Dicotylédonées. On a cru jusqu'à présent que le phénomène est plutôt rare dans les Monocotylédonées; et COULTER et CHAMBERLAIN, qui dans leur ouvrage précité sur la Morphologie des Angiospermes (4) donnent un aperçu complet de la question, semblent admettre que les cas de poly-archésporie n'y existent qu'à l'état d'exception. Ainsi ils ne citent que : *Arisaema*, où MOTTIER (31) signala plusieurs (3-4) cellules-mères définitives résultant, par des divisions anticlines, d'une cellule-mère primordiale unique; *Ornithogalum pyrenaicum*, où GUIGNARD (9) en trouve deux; *Lilium candidum*, qui en présente également deux, d'après BERNARD (32); et enfin *Lilium philadelphicum*, où les auteurs ont vu trois et une autre fois cinq cellules-mères définitives (4).

Cependant nous pensons qu'une étude moins superficielle de l'évolution de l'ovule ferait découvrir dans les Monocotylédonées, aussi bien que dans les Dicotylédonées, l'existence tout aussi générale de véritables « macrosporanges ».

C'est ce que semblent confirmer les observations toutes récentes, déjà signalées plus haut, de M. VANDENBROECK sur *Ornithogalum umbellatum*. Le phénomène est loin d'y être rare. D'après l'évaluation de l'auteur, au moins 10 % des ovules présentent plus d'une archéspore, plusieurs en renferment trois et quatre, et certains aspects font croire à tout un sporange,

dans lequel deux ou trois cellules-mères sont nettement entrées en cinèse de maturation, quelques-unes, voisines, s'y préparant apparemment, et d'autres encore faisant transition vers les cellules ordinaires du nucelle. L'observation directe des préparations donne une impression saisissante de ressemblance avec un véritable sporange de Fougère.

Il est temps de dégager de l'examen méthodique des faits que nous venons d'exposer certaines considérations générales qui nous permettront de préciser les questions qui demandent à être étudiées?

1. Tout d'abord nous trouvons, dans les Casuarinées, un ovule dont la masse intérieure est constituée pour une très large part d'un tissu fertile virtuel, nettement différencié (surtout vers la partie supérieure). Dans certains cas, l'origine de ce massif paraît se ramener à quelques cellules sous-épidermiques (Cfr. Frye).

Cependant les observations de Treub qui tendent à faire conclure que certaines portions du tissu sporogène, situées vers la partie inférieure du nucelle et moins nettement différenciées, dérivent de cellules autres que ces « quelques cellules sous-épidermiques », semblent montrer que celles-ci ne sont pas encore les *archéspores primordiales proprement dites* et que le tissu théoriquement fertile est peut-être plus étendu encore que ne l'indique la différenciation actuelle des cellules. En d'autres mots, l'organisation actuelle de l'ovule des Casuarinées pourrait être conçue comme le résultat d'une stérilisation partielle du tissu sporogène. Et en effet, tenant compte de ce phénomène si général de stérilisation progressive qui, — ainsi que nous le montrerons mieux plus loin, — a présidé, dans l'histoire de l'évolution des Angiospermes, à l'établissement de l'ovule actuel, il serait plutôt étonnant que la famille dont nous parlons ait, pour ainsi dire, complètement échappé à son influence.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons dire que l'*archésporium massif des Casuarinées constitue essentiellement et presque entièrement le corps de l'ovule*, ou en d'autres termes, *que la formation de l'ovule s'identifie avec le développement d'un tissu sporogène.*

Dès lors, la présence d'un tel archésporium dans une famille d'Angiospermes qui, par tant de caractères exceptionnels, s'impose naturellement comme une forme très primitive, semble établir une forte présomption en faveur d'une hypothèse qui attribuerait, à la masse interne de l'*ovule des Angiospermes* EN GÉNÉRAL, la même origine et partant la valeur théorique d'un tissu sporogène.

Toutefois, si le cas des Casuarinées, tout intéressant qu'il soit, constituait un fait isolé, il serait imprudent de généraliser. Mais d'autres données viennent confirmer notre thèse. Des ovules analogues à celui des Casuarinées se rencontrent soit régulièrement, soit occasionnellement, dans des représentants de plusieurs autres familles d'Angiospermes : des *Juglandacées*, *Bétulacées*, *Fagacées*; — et avec des caractères où se manifeste clairement l'influence d'une tendance à la stérilisation ou à la réduction progressive de l'élément fertile — dans les *Ranunculacées*, *Crucifères*, *Rosacées*, *Saxifragacées*, *Rubiacées*, et, parmi les Monocotylédonées, dans l'*Ornithogalum umbellatum*.

Dans toutes ces plantes, en effet, une portion plus ou moins considérable du nucelle montre une différenciation archésporiale. Mais on remarque en outre, dans certains cas, une transition graduelle passant des cellules centrales nettement archésporiales aux cellules franchement stériles du nucelle, dépourvues de toute différenciation. Ce fait permet d'étendre le caractère de fertilité virtuelle à des parties plus considérables de l'ovule, ayant même perdu définitivement toute trace de différenciation sporogoniale.

De plus, comme il n'y a jusqu'ici que relativement peu d'observations faites dans ce sens, et que les recherches actuelles font découvrir sans cesse de nouveaux cas, on est en droit d'espérer que le phénomène apparaîtra de plus en plus comme un caractère général parmi les Angiospermes. On peut donc admettre résolument dès à présent, semble-t-il, que l'ovule des Angiospermes est l'homologue d'un sporange, *avec cette signification* que le *tissu interne* (sous-épidermique) de cet ovule correspond pour une très large part, — part qu'il est jusqu'ici impossible de définir exactement, — à un *tissu sporogène*.

C'est, on le voit, la thèse exprimée déjà par Coulter et Chamberlain (voir p. 129, note).

Il en résulte une affinité plus étroite et une similitude plus complète entre le macrosporange ou ovule des Angiospermes et le sporange des Ptéridophytes. Dans ses premiers stades, jusqu'au moment de l'établissement des macrospores, le développement de l'ovule des Angiospermes se confond pour ainsi dire avec celui du sporange de *Botrychium* et mieux encore d'*Isoëtes*, le nucelle étant théoriquement constitué de tissu sporogène.

Mais maintenant une question ultérieure se pose, celle de savoir *jusqu'où s'étend exactement*, dans le nucelle, *ce tissu sporogène potentiel?* Nous allons y venir bientôt.

2. Une seconde remarque, sur laquelle il n'y a pas lieu d'insister beaucoup à cause de son évidence, c'est que, toutes les archéspores définitives de ces formes les plus primitives d'ovules donnant des tétrades, il n'y a cependant généralement qu'une seule cellule par tétrade qui se développe.

C'est là un premier pas vers la stérilisation. Il est déjà définitif dans les formes les plus inférieures : c'est en effet par exception que dans les Casuarinées (Frye) et dans les Rubiacées (Lloyd), plus d'une macrospore d'une même tétrade commence son développement en sac embryonnaire.

3. On peut se demander ensuite par quelle voie la plante Angiosperme en est arrivée de l'ovule poly-archésporié (des Casuarinées) à l'ovule oligo- ou mono-archésporié ordinaire.

Il y avait, pour atteindre ce but, deux voies possibles :

a) par la stérilisation d'une partie du tissu sporogène lui-même (comme dans *Isoëtes*);

b) en limitant la multiplication des archéspores primordiales.

La différence entre ces deux conceptions n'est pas négligeable, car elle a son contrecoup sur la façon d'interpréter la valeur du nucelle. Dans la première supposition, celui-ci représente tout entier *un tissu archésporial* dont un nombre de plus en plus grand de cellules demeurent stériles; dans la seconde, le nucelle est un tissu non sporogène *dans lequel* se différencient des archéspores d'abord assez nombreuses, puis en nombre de plus en plus restreint.

Or, les formes que Coulter a décrites si nettement dans *Ranunculus*, et auxquelles on peut joindre l'*Ornithogalum umbellatum* et sans doute plusieurs autres espèces encore, — les descriptions étant généralement muettes à l'égard de ce point, — nous semblent si caractéristiques, grâce aux aspects de transition qu'elles présentent, qu'elles peuvent compter comme des arguments suffisants pour faire admettre que c'est *de préférence* par le premier de ces procédés (par stérilisation) que s'est accomplie l'évolution en question. Nous ne voulons pas, jusqu'ici, attribuer au rôle qu'a joué cette tendance à la *stérilisation* un caractère trop absolu. Il est possible que, dans certains cas, la plante ait aussi limité la *multiplication* des archéspores (Rosacées?); seulement nous avons des raisons pour croire que, parmi les Angiospermes, ce dernier phénomène n'a pas joué un rôle décisif dans la réduction du nombre d'archéspores à l'unique cellule-mère du sac embryonnaire.

Un examen approfondi et comparé des nombreuses formes que nous avons eues sous les yeux nous a confirmé dans cette manière de voir. Ainsi

il n'est pas douteux pour nous que, dans les *Ranunculacées* du type *Anemonella* et *Thalictrum*, les *Crucifères*, les *Saxifragacées*, les *Rosacées*, les *Rubiacées*, etc., le tissu sporogène, quoique relativement massif, s'étend au-delà des cellules différenciées au sein du nucelle et que le reste du nucelle doit être considéré comme une portion stérilisée plus ou moins grande de l'archésporium.

4. Notre examen comparatif nous a conduit aussi à admettre que la stérilisation s'est faite, dans beaucoup de familles, avec une tendance manifeste à repousser au sommet de l'organe les cellules destinées à rester fertiles. A cet effet, les premières cellules archésporiales se divisent même parfois par des cloisons exclusivement transversales par rapport à l'axe de l'organe, produisant ainsi, à l'intérieur de l'ovule, des files cellulaires très nettes, dont les cellules inférieures sont toutes vouées à une stérilité définitive et s'adaptent aux fonctions du nucelle et même du funicule; seules les cellules terminales de ces files cellulaires prennent finalement la différenciation archésporiale.

En dernier lieu, parmi ces dernières cellules terminales, il se fait encore une sélection et c'est la cellule de la rangée sensiblement centrale (ou axiale) qui l'emporte sur les autres, grâce à sa position avantageuse au point de vue de la facilité de nutrition, de développement et de fécondation. Cela explique les aspects de *Viola*, *Aristolochia*, etc., dont nous avons parlé plus haut (p. 124).

Ce caractère de position avantageuse se manifeste même là où il existe un massif archésporial où toutes les archéspores sont encore équivalentes en quelque sorte : c'est d'ordinaire aussi une cellule d'une tétrade centrale qui se développe le plus vigoureusement et prend le dessus (*Quercus velutina*, p. 128).

5. Il appert aussi de la comparaison des diverses formes d'archésporium que c'est par un mécanisme très simple que finalement la plante, dans le but évident d'éviter un gaspillage d'énergie et de matières nutritives, en arrive à former l'ovule à *une seule archéspore : elle fait, pour ainsi parler, prendre à la cellule privilégiée un développement vigoureux devançant celui de ses congénères*, celles-ci étant par une conséquence fatale désorganisées dans la suite et mettant par le fait même leurs réserves propres au service de la seule cellule fertile (*Fragaria vesca*, *Alchemilla*, etc., p. 126).

6. Cela étant, il s'agit maintenant d'élucider la question que nous avons signalée plus haut, celle de définir exactement quelle est *la portion* du nucelle qu'il faut considérer comme *tissu sporogène théorique*. Touchant

ce point, nous allons nous trouver amener à élargir notablement la thèse de Coulter et Chamberlain.

La tâche actuelle est évidemment ardue et il est beaucoup de cas où l'on ne peut même pas espérer pouvoir la mener à bonne fin. Le moyen le plus sûr et le plus facile, semble-t-il, est de rechercher, à l'origine de l'ovule, si certaines cellules n'apparaissent pas comme des cellules primordiales destinées à la production de ce qu'on peut considérer comme tissu sporogène virtuel. On pourrait objecter qu'alors on se meut en quelque sorte dans un cercle vicieux. Mais tel ne sera pas toujours nécessairement le cas, les deux genres de données, — celles fournies partiellement par le tissu sporogène définitif et celles fournies par l'examen des cellules initiales, — pouvant se compléter, surtout quand des considérations d'homologie viennent les corroborer.

On dira aussi que les résultats de pareilles recherches auront rarement la valeur d'arguments décisifs. Mais, étant donnée la conception qu'il nous semble légitime de se faire de la valeur théorique de l'ovule, il suffira, à notre sens, qu'on puisse trouver, par exemple, à l'origine de ces tissus ovulaires, des cellules *bien précises*, possédant un développement propre de façon à donner lieu à la constitution d'un ensemble assez nettement défini et que l'on peut vraisemblablement considérer comme homologue d'un sporange primitif de phanérogame, pour qu'il s'établisse une forte présomption en faveur du *caractère archésporial primitif* de ces cellules initiales. Il faut naturellement qu'une telle conception ne vienne heurter, dans ses conséquences, aucune des données *certaines* de la morphologie actuelle.

Les recherches de Koch sur le *Monotropa* vont nous permettre de faire saisir mieux notre pensée. Si en effet nous reprenons la description que nous donna Koch de l'ontogénèse de l'ovule de *Monotropa* et que nous y appliquions les conclusions générales que nous venons d'énoncer, nous nous sentons autorisé à admettre que le tissu sporogène théorique de cet ovule ne se réduit pas simplement à l'unique cellule terminale qui devient sac embryonnaire, mais s'étend au contraire aux cellules sous-jacentes. Or, il se fait que toutes les cellules intérieures de l'ovule, — y compris l'archéspore, — ont une même origine, sont toutes issues, par un processus parfaitement identique, *d'une seule cellule sous-épidermique* du placenta.

D'autre part, la cellule qui devient l'archéspore fertile est la cellule terminale d'une des quatre rangées cellulaires qui remplissent la protubérance ovulaire. Or, les principes que nous avons exposés ci-devant, ainsi que

l'examen comparé d'un très grand nombre d'ovules d'Angiospermes, nous ont conduit à admettre ce que d'autres auteurs ont conclu avant nous : qu'au moins les cellules terminales de ces rangées cellulaires ont toutes la valeur d'une archéspore.

De plus, cette étude comparée de l'ovule des Angiospermes nous permet de considérer aussi les cellules sous-jacentes comme des archéspores virtuelles. Mais jusqu'où cet archésporium s'étend-il? Le moyen le plus sûr est, comme nous l'avons dit plus haut, de remonter à l'origine commune de l'archésporium probable. Or, dans le cas présent, nous découvrons, comme point de départ de ce tissu, — qu'aucune donnée de la morphologie ne défend de considérer comme sporogène, — une seule cellule sous-épidermique, bien nettement définie, du placenta. N'est-il pas logique dès lors de reconnaître à cette cellule initiale le caractère d'une cellule archésporiale primitive et, à *tout l'ensemble* des cellules produites par elle, le caractère d'un tissu sporogène virtuel, dans lequel, sous l'influence des tendances décrites plus haut, une seule cellule terminale d'une rangée, celle qui, par le hasard du développement de l'organe, est arrivée à occuper l'axe ou plutôt le sommet de l'ovule, se différencie en archéspore définitive et joue seule un rôle fertile. Dès lors *non seulement le nucelle, mais encore tout le massif intra-épidermique du funicule*, en un mot tout le produit de la première cellule sous-épidermique, *est à considérer comme homologue d'un archésporium*.

7. Cela constitue déjà une extension de la thèse de Coulter et Chamberlain. Mais on peut encore aller plus loin. Nous venons de dire que tout le nucelle de *Monotropa* vient d'un archésporium primitif. D'autre part, nous savons que les ovules se produisent en grand nombre sur un placenta volumineux : il serait intéressant de savoir quelles sont les relations qui unissent *entre elles les cellules initiales des nombreux ovules voisins*. On pourrait se demander notamment si elles se différencient toutes *indépendamment l'une de l'autre* au sein du périblème placentaire (et, dans ce cas, il faudrait les considérer comme *autant* d'archéspores primordiales réelles); ou si elles n'ont pas entre elles certaines relations de parenté, si elles n'ont pas une origine commune et un mode de formation caractéristique, et il faudrait rechercher alors si l'on ne doit pas les considérer comme des éléments appartenant à un *unique archésporium*, mais qui se seraient isolés par la stérilisation de certaines parties de ce tissu sporogène continu. Les cellules initiales des ovules voisins sur un même placenta ne représenteraient donc pas, le cas échéant, les archéspores primordiales, et

il faudrait rechercher celles-ci à un stade antérieur du développement du placenta lui-même.

C'est là la question qu'a fait naître en nous l'examen des Orchidées et à la solution de laquelle les observations que nous allons décrire apporteront quelque lumière.

Nous avons entrepris nos recherches sans aucune idée préconçue. Nous les avons poursuivies longtemps avant de nous arrêter à l'examen des données et des considérations que nous venons d'exposer dans ce chapitre, et notre but essentiel était, au début, d'observer simplement l'origine du sac embryonnaire à partir de la différenciation de l'archéspore, ainsi que son développement ultérieur. Mais, ayant été frappé par certains caractères du premier développement de l'ovule et du placenta dans des préparations d'objets très jeunes, nous avons été conduit, par une évolution naturelle, à émettre finalement les vues que nous formulerons plus loin. Ce n'est qu'après l'éclosion de ces idées et dans le but de trouver des confirmations à des hypothèses si nouvelles et des lignes de direction pour un sujet si délicat, que nous nous sommes arrêté à rechercher et à coordonner les faits que nous avons exposés précédemment.

Une dernière remarque pour finir ce chapitre. Nous avons conscience mieux que personne de l'instabilité actuelle de nos conclusions et nous croyons que l'état de la question, à ce moment, ne permet pas des généralisations définitives. Aussi osons-nous espérer que de nouvelles données viendront s'ajouter aux présentes et finiront par rectifier les erreurs possibles.

C. DESCRIPTION DE LA FORMATION DU PLACENTA ET DES OVULES DANS LES ORCHIDÉES.

Nous avons dit plus haut quels sont les objets que nous avons eus entre les mains. Nous avons pu remonter aux premiers stades du développement du placenta dans *Orchis maculata* et, à peu de chose près, dans *Epipactis palustris* et *Neottia ovata*. D'ailleurs, la comparaison de ces différents objets nous a montré bientôt que les processus y sont partout essentiellement identiques. Les légères différences qui les caractérisent ne portent que sur des détails tout à fait accessoires, tels que, par exemple, la richesse plus ou moins grande des placentas en ovules, ou l'espace plus ou moins

considérable dont disposent dans la cavité de l'ovaire les jeunes protubérances ovulifères. Celles-ci peuvent, — c'est le cas dans le *Neottia*, — par suite d'un manque de place, s'écraser et se déformer mutuellement. Cependant ces modifications ne vont jamais jusqu'à altérer les caractères généraux de l'évolution de ces organes.

On pourrait faire la même remarque en ce qui concerne la régularité avec laquelle certains détails se présentent dans une même espèce. Nous avons emprunté nos dessins et notre description aux objets dans lesquels les phénomènes se montrent avec le plus de clarté, pensant qu'il faut expliquer les choses complexes par leurs homologues.

Aussi faut-il considérer la description qui va suivre comme une synthèse, s'appliquant, avec les modalités voulues, à chacune des espèces étudiées.

L'ovaire des Orchidées en question se compose, comme on sait, de trois carpelles concrescents par leurs bords, de façon à envelopper une cavité assez allongée, triangulaire en coupe transversale. Les nervures médianes des carpelles se localisent dans les sommets du triangle formé par les parois (*f*, FIG. 1).

Quand l'appareil ovulaire est *entièrement achevé*, nous trouvons à chacun des niveaux de suture un long placenta continu, divisé longitudinalement en deux *lobes*. Ceux-ci à leur tour sont partagés transversalement en de nombreuses *protubérances* portant chacune un *groupe d'ovules*.

Nous allons suivre l'*origine* et le *développement* de ces divers éléments.

Aux niveaux de soudure des trois feuilles carpellaires, et à peu près sur toute la longueur de la cavité ovarienne, il naît d'abord une longue protubérance. En coupe transversale, on voit que l'épiderme a été soulevé par la division et l'agrandissement de quelques cellules des assises sous-épidermiques, FIG. 1. Les cellules de l'assise immédiatement sous-épidermique, FIG. 1, *a*, — elles sont le plus souvent au nombre de trois, — se montrent un peu plus grandes que les cellules sous-jacentes, et s'en différencient parfois légèrement par une densité un peu plus forte du protoplasme. Elles semblent pourtant avoir pour sœurs quelques cellules de la couche sous-jacente et ainsi l'ensemble de ces deux couches dérive probablement de deux ou trois cellules (peut-être d'une seule) sous-épidermiques.

Les cellules de la couche inférieure, FIG. 1, *i*, sont en train de se diviser, surtout par des cloisons anticlines, élargissant de cette manière la base de la protubérance.

Les trois cellules plus ou moins différenciées de la couche sous-épidermique vont seules continuer le développement de l'organe : c'est donc d'elles que dérive ultérieurement tout l'appareil *ovulo-placentaire*.

A cet effet, elles se divisent par des cloisons périclines d'abord, produisant l'aspect reproduit dans la FIG. 2 et soulevant de plus en plus l'épiderme, auquel ses divisions anticlines actives permettent de suivre le développement du massif sous-jacent.

Les trois cellules supérieures, FIG. 2, *a'*, conservent les dimensions et la coloration légèrement plus foncée du protoplasme, qui distinguaient leurs devancières.

Les cellules inférieures, FIG. 2, *i'*, possèdent au début un aspect un peu analogue, mais se divisent bientôt d'une façon irrégulière, parfois surtout par des cloisons transversales par rapport au nouvel organe, contribuant ainsi à son accroissement en longueur.

Pendant ce temps, les trois cellules frontales (sous-épidermiques) se sont divisées aussi, cette fois par des cloisons anticlines, FIG. 2 *bis*; il en résulte quatre, cinq ou six cellules, dans lesquelles s'introduit bientôt une différenciation importante, FIG. 3.

Pendant que les deux portions latérales de cette couche sous-épidermique, FIG. 3, *a* et *a'*, continuent à se développer, une ou deux cellules médianes, FIG. 3, *b*, ralentissent et cessent bientôt leurs divisions, provoquant par le fait même la *bifurcation de la protubérance placentaire*.

Les une ou deux cellules de chacune des deux portions latérales se divisent en effet par des cloisons périclines, généralement peu nombreuses, et produisent ainsi un léger allongement des deux flancs de l'organe, FIG. 4 et 5 *(O. maculata)*, FIG. 7 et 8 *(E. palustris)*. Ainsi se produisent les deux lobes du placenta.

Les deux lobes subissent ultérieurement une évolution identique. Il nous suffira donc de suivre le développement d'un seul d'entre eux.

La première remarque que nous devons faire, c'est que ce sont toujours les cellules qui, au cours des divisions périclines précitées, restent immédiatement sous-épidermiques, qui continuent seules le développement essentiel de l'organe : elles sont donc destinées, — le fait doit être noté, — à une évolution bien spéciale.

Au contraire, les cellules sous-jacentes, qui se produisent au fur et à mesure des divisions, se multiplient irrégulièrement et s'emploient à la consolidation de la partie qui servira de support au nouvel organe.

Quand les deux lobes du placenta sont bien distincts, les cellules sous-épidermiques dont nous avons parlé se mettent, à un moment donné, à se diviser *très activement par des cloisons* anticlines et *un peu* aussi par des cloisons transversales, FIG. 5. Ces divisions ne se produisent pas à tous les niveaux, sur toute la longueur du lobe placentaire, mais seulement en certains endroits limités à quelques cellules et assez voisins les uns des autres. Il se forme ainsi de nombreuses *protubérances* échelonnées sur toute la longueur des lobes placentaires.

Cela se traduit dans des coupes transversales sériées par ceci : on obtient à une place déterminée l'aspect que montre la FIG. 10, et qui représente une coupe sensiblement médiane d'un de ces niveaux - privilégiés - (en division); de là on peut suivre, dans les coupes successives, une transition vers des aspects tels qu'en représente la FIG. 9 (du même lobe placentaire que la FIG. 10), qui est prise à peu près au milieu d'une zone inactive séparant deux protubérances voisines. Les FIG. 16 et 17 montrent, *en coupe longitudinale*, les protubérances du lobe placentaire.

Les divisions anticlines qui s'y produisent se font suivant toutes les directions dans le plan — plus ou moins convexe — de la couche sous-épidermique et, comme les couches sous-jacentes ne suivent pas cette multiplication cellulaire intense en largeur, les protubérances prennent la forme d'un chapeau de champignon en quelque sorte. Cependant, comme les protubérances voisines des deux lobes placentaires et surtout d'un même lobe se touchent de bonne heure, elles s'aplatissent ultérieurement en conséquence et prennent la forme que représentent en coupe transversale les FIG. 6, 10 et 11, et en coupe longitudinale les FIG. 16 et 17. L'épiderme se développe aussi activement et s'adapte aux proportions que prend le massif sous-jacent. On le voit se diviser dans les FIG. 9 et 10.

Les phénomènes que nous avons décrits jusque maintenant constituent la première étape dans le développement de l'appareil placento-ovulaire : la production des trois placentas primitifs, la bifurcation de chacun d'eux, la formation des protubérances transversales. Les phénomènes vont maintenant se poursuivre amenant la ramification de ces protubérances elles-mêmes. En effet, la couche sous-épidermique continuant activement ses divisions anticlines, il se forme, à la surface du massif, des replis ou bosses, FIG. 6, 10 et 11, dans lesquels s'engagent une ou plusieurs des cellules sous-épidermiques en division, FIG. 6 et 10. Celles-ci montrent, à un moment donné, une division péricline, FIG. 10. L'ensemble présente en cette étape

l'aspect d'un large archésporium en division, FIG. 11. Les bosses s'accentuent bientôt et sont séparées par des dépressions, au niveau desquelles se placent une ou deux cellules sous-épidermiques, *qui cessent bientôt de se diviser* et isolent ainsi définitivement des portions actives dans la couche hypodermale du massif.

Les portions actives, au contraire, continuent à se diviser de façon principalement anticline; les premières protubérances s'élargissent et acquièrent, par le même mécanisme, une bosselure de plus en plus abondante. La FIG. 12 est éminemment instructive à cet égard et elle nous renseigne fort bien sur le *mécanisme* par lequel se produit le plus souvent, pour ne pas dire généralement, *la ramification entière du lobe placentaire.* En ce moment la bosselure est devenue assez prononcée; à l'endroit indiqué par *a*, on aperçoit une proéminence à peine ébauchée, dans laquelle sont logées quatre cellules sous-épidermiques semblables, produites par des divisions anticlines. En *a'* nous voyons une protubérance un peu plus avancée et nous remarquons que les deux cellules extérieures (*e* et *e'*) sont devenues un peu plus grosses que les autres et tendent à produire deux nouvelles protubérances. A cet effet, elles vont se diviser et refouler vers l'extérieur une des cellules qui résulteront de la division. C'est ce qui vient de s'accomplir à l'endroit de *a''*, où l'on remarque, à un stade encore plus avancé que *a'*, deux protubérances voisines dérivant manifestement, par le processus indiqué ci-devant, d'une protubérance primitive unique et constituée comme *a'* et *a*.

On voit donc que la ramification des lobes placentaires se réalise par un mécanisme analogue à celui qui a provoqué la formation des deux lobes dans le placenta primitif. Il suffit de comparer les FIG. 2 et 3 avec la FIG. 12 (*a* et *a''*) pour s'en convaincre. De part et d'autre la ramification, la » lobulation « résulte de la cessation des divisions en certains points d'un tissu qui primitivement se divisait dans toute son étendue.

Après quelque temps — variable d'après les espèces, — les divisions anticlines deviennent plus rares et la cellule sous-épidermique généralement unique, qui se trouve alors au sommet de chaque petite proéminence, se divise désormais uniquement par des cloisons périclines, c'est-à-dire perpendiculaires à l'axe du nouvel organe. Il est possible qu'elle se divise encore, — d'une façon restreinte, en tout cas, — par des divisions anticlines : c'est qu'il va se produire alors, par le même mécanisme décrit plus haut, une nouvelle bifurcation de la protubérance ovulaire. Cependant ces bifurcations cessent très tôt de se produire et la ramification est définitive.

Suivons maintenant le développement ultérieur d'une de ces protubérances en particulier. Au début, une seule cellule *sous-épidermique* s'y est engagée, FIG. 6 et 12. Elle se divise transversalement par rapport à l'axe du nouvel organe. Les deux cellules qui en résultent font probablement de même, produisant une file de quatre cellules recouverte par l'épiderme. Dans la suite, les divisions toujours transversales se font irrégulièrement aux dépens des cellules ainsi produites. Il en résulte finalement une enfilade assez longue de cellules, engagée dans une gaîne épidermique, FIG. 15 et 18. Au sommet de chacune de ces branches se différenciera bientôt un ovule.

Il faut remarquer que les cellules intérieures se divisent toutes avec une activité sensiblement égale; il ne nous a pas été possible de décider si la cellule terminale de la file joue un rôle prépondérant dans l'accroissement longitudinal de ces organes. En tout cas, *il est certain que les cellules inférieures de cette enfilade se divisent elles aussi activement.*

Nous devons faire remarquer aussi qu'à partir du moment où commencent à se constituer les ébauches définitives d'ovules, FIG. 13, les aspects que présentent les coupes de ces objets au microscope deviennent de plus en plus embrouillés. Il s'ensuit qu'il ne nous a pas été possible de vérifier la régularité avec laquelle se produirait, — ainsi que nous venons de le supposer, — le premier développement longitudinal des jeunes protubérances ovuligènes. Ce point d'ailleurs est d'importance secondaire.

La diversité des directions que prennent les très nombreux « filaments ovulaires » dans la cavité ovarienne entraîne aussi l'impossibilité d'obtenir une coupe rendant suffisamment compte du mode d'embranchement des rameaux ovulaires et de leur insertion sur le placenta. On est donc obligé de recourir à l'imagination et de reconstituer l'ensemble avec l'aide de dessins partiellement suggestifs (FIG. 14 = un seul des deux lobes placentaires). Nous pouvons ainsi nous représenter le produit final d'une protubérance placentaire primitive comme un repli dédoublé, sur les deux crêtes duquel s'échelonnent, à des distances rapprochées, des grappes plus ou moins dichotomiques d'ovules, — mais d'une dichotomie dont les branches successives se rapprochent d'ordinaire assez pour paraître simultanées et donner plutôt à l'ensemble l'aspect d'une « ombelle », — les ovules étant tous portés par d'assez longs funicules.

A un moment donné aussi, — celui du premier développement des ébauches ovulaires, — les protubérances ovuligènes peuvent s'écraser et s'enchevêtrer même d'une façon considérable, à cause d'un manque de

place dans la cavité de l'ovaire (particulièrement dans le *Neottia*). Mais bientôt celui-ci s'élargit rapidement, et les ovules s'étalent et se développent librement.

Après avoir donné cette description détaillée, un peu compliquée, nous tâcherons de la résumer en quelques lignes et d'en souligner les points saillants.

1. Il se développe d'abord trois « placentas primitifs » aux dépens de rangées *continues* de cellules sous-épidermiques de la paroi ovarienne.

2. Ces rangées ne comportent probablement, au début, *qu'une ou deux* cellules en coupe transversale (FIG. 1 et 2).

3. Chacun de ces trois « placentas » se bifurque en deux lobes ou mieux en deux lamelles par un processus que nous pouvons comparer à celui qui opère plus tard la ramification dichotomique des protubérances ovuligènes. Il y a cette différence que la bifurcation se fait ici aux dépens d'une bande *continue* de cellules.

4. C'est essentiellement la rangée de cellules *sous-épidermiques*, composée à ce moment de quatre à six cellules en coupe transversale, qui effectue ce dédoublement du placenta, FIG. 3.

5. C'est aux dépens de celles de ces cellules sous-épidermiques qui prennent part à la constitution des deux lobes placentaires, que se développent ultérieurement tous les organes fertiles. Ces cellules se divisent de façon à développer normalement les deux lobes ; mais on remarque bientôt que les 1-2 cellules sous-épidermiques qui résultent de ces premières divisions (tangentielles) ne présentent pas un développement identique sur toute la longueur du lobe, mais commencent, en certains endroits, une évolution caractéristique.

6. En effet, en ces endroits, échelonnées le long du lobe placentaire et bien distinctes l'une de l'autre, quoique très rapprochées, *une ou deux de ces cellules sous-épidermiques* (comparez coupes transversales et coupes longitudinales) *se mettent à se diviser plus activement que les cellules voisines et cela, à un moment donné, surtout par des cloisons anticlines* (Cfr. FIG. 3, 4, 5 et 6 ; de même 7, 8, 9, 10 et 11), chacun de ces petits groupes produisant ainsi une proéminence massive, de forme caractéristique, FIG. 6, 10 et 11, coupes transversales, et FIG. 16 et 17, coupes longitudinales.

7. Chacune de ces proéminences va se ramifier à son tour en de nombreuses branches ovulaires. Pour cela, d'abord certaines cellules sous

épidermiques, cessant leurs divisions, isolent rapidement, dans la zone sous-épidermique, des *portions actives* de plus en plus réduites jusqu'à les ramener bientôt à de très simples protubérances qui ne renferment plus qu'une ou deux cellules sous-épidermiques, FIG. 12. Dans ces portions, actives, les cellules sous-épidermiques continuent à se diviser et les protubérances produites se ramifient encore pendant quelque temps par le même mécanisme.

8. On peut schématiser de la façon suivante le mécanisme de la ramification des lobes placentaires : la cellule sous-épidermique (ou souvent deux cellules) se divise par des cloisons anticlines de façon à en produire quatre, FIG. 12, *a*, *a'* : les deux cellules médianes cessent tout développement ultérieur, tandis que chacune des deux cellules latérales ou extérieures continue à se diviser :

1) ou bien par une cloison *péricline suivie* de nouvelles cloisons anticlines et, dans ce cas, celles-ci vont donner quatre nouvelles cellules sous-épidermiques, qui recommenceront le même cycle et produiront une nouvelle bifurcation ;

2) ou bien, finalement, par des cloisons *exclusivement périclines;* et dans ce cas, elles deviennent le point de départ définitif des protubérances allongées qui porteront à leur sommet un ovule.

C'est donc une espèce de *dichotomie* qui se produit ici.

Chacune des cellules initiales définitives d'ovules, par des divisions exclusivement transversales par rapport au nouvel organe, produit une enfilade de cellules assez longue qui refoule devant elle l'épiderme. Celui-ci suit ce développement par des divisions et constitue finalement comme une sorte de gaîne autour de cette rangée de cellules internes.

Au sommet de cet organe se différencie, à un moment donné, un ovule.

Considérations sur la Première Partie.

Si nous envisageons maintenant les considérations générales que nous avons tirées de l'examen des données diverses de la bibliographie et si nous mettons en regard les phénomènes qui se passent dans l'ovulogénèse des Orchidées, les conclusions paraissent se présenter d'elles-mêmes.

A la suite des observations de plusieurs auteurs concernant la présence d'un archésporium pluricellulaire dans des groupes très variés d'Angiospermes, nous avons pu émettre la thèse que le nucelle tout entier des

Angiospermes correspond, — au moins pour une large part, — au tissu sporogène d'un sporange de Ptéridophytes.

L'étude de l'origine de l'ovule de *Monotropa*, entre autres, nous a fait admettre pour cette plante que le tissu théoriquement sporogène s'y étend très vraisemblablement et au nucelle et à la masse intra-épidermique du funicule.

Dès lors une signification identique est au moins possible pour le nucelle et le funicule des autres Angiospermes, et il y a lieu de vérifier si, de fait, les choses n'y appellent pas une semblable interprétation.

Or, on en trouve une première vérification dans l'ovulogénèse des *Orchidées*, *Crassulacées*, *Gesneria*, *Senecio*, *Begonia* et *Peperomia*. Dans toutes ces plantes, le nucelle et le massif interne du funicule dérivent aussi, comme dans le *Monotropa*, d'une seule cellule sous-épidermique : on peut donc les mettre sur le même pied que ceux de *Monotropa* et leur attribuer une valeur identique.

Il est très probable qu'une semblable origine doit être attribuée aux ovules tels que ceux d'*Aristolochia*, *Ribes*, *Verbascum*, *Viola*, etc., ovules qui possèdent, ainsi que nous l'avons fait remarquer, un nombre de files cellulaires internes caractéristique.

On voit donc que le type *Monotropa* est loin d'être isolé parmi les Angiospermes, et l'on peut espérer que les recherches ultérieures lui donneront une extension de plus en plus grande.

Ce n'est donc pas sans fondement que nous attribuons au nucelle et à la masse interne du funicule d'une Angiosperme la valeur théorique d'un tissu sporogène.

Mais il y a plus : la comparaison entre nos observations sur les Orchidées et la description de l'ovulogénèse de *Monotropa* a même fait surgir une question ultérieure. Nous nous sommes demandé si les cellules sous-épidermiques, qui sont les points de départ des très nombreuses protubérances ovulaires sur un massif placentaire commun, n'ont pas entre elles des relations assez étroites pour permettre de les considérer comme faisant partie d'un *groupe archésporial unique*, continu,dans lequel une *stérilisation spéciale* aurait isolé des mamelons distincts. Or, c'est là l'interprétation à laquelle nous conduit l'examen de l'origine des ovules des Orchidées.

Ceux-ci, nous l'avons vu, naissent aussi en très grand nombre par le fonctionnement de cellules sous-épidermiques du massif placentaire. Or, ces cellules, homologues des cellules initiales d'ovules de *Monotropa*,

montrent effectivement les relations étroites que suppose notre seconde question.

En effet, si nous remontons à l'origine de ces cellules initiales, théoriquement « archésporiales », nous nous apercevons qu'elles font partie de couches cellulaires formant des massifs bien distincts et dérivant de petits groupes de deux ou trois cellules sous-épidermiques, échelonnés sous forme de protubérances transversales le long des lobes placentaires, FIG. 5. En raison des caractères particuliers de ces groupes cellulaires, en raison aussi de l'évolution particulière que suivent les produits auxquels ils donnent naissance par une série de divisions caractéristiques, nous croyons fondé d'attribuer à ces groupes cellulaires un caractère archésporial.

Mais peut-être pouvons-nous aussi aller plus loin dans nos déductions et rechercher les relations qui pourraient exister entre ces *différents groupes transversaux* eux-mêmes.

Nous venons de dire que ces groupes de cellules archésporiales se trouvent échelonnés le long des deux lobes dont se compose chaque placenta. Or, nous avons montré :

1° que ces groupes archésporiaux se sont différenciés dans une couche continue de cellules sous-épidermiques de ces deux lobes;

2° que ces deux couches sous-épidermiques des lobes placentaires proviennent du dédoublement d'une couche sous-épidermique unique de la protubérance placentaire, primitivement indivise, FIG. 2 et 3;

3° que cette couche sous épidermique unique du placenta fait partie d'un massif cellulaire constituant la protubérance placentaire et dérivant à son tour de la division d'une autre couche cellulaire sous-épidermique de la paroi de l'ovaire composée de deux à trois cellules en coupe transversale;

4° que ces protubérances se forment aux trois niveaux de soudure des trois feuilles carpellaires.

Considérant tout cela, nous pouvons admettre avec une certaine vraisemblance que les *premières cellules théoriquement archésporiales sont celles qui se dessinent au sommet de la première protubérance placentaire.*

Par le fait même nous admettons :

1° que chaque carpelle ovarien développe sur ses deux bords, du côté ventral (intérieur), un *unique archésporium primitif*, sous-épidermique, de forme allongée et suivant le bord du carpelle;

2° qu'à l'origine, au niveau où sont « soudés » deux carpelles voisins, leurs « archésporanges » marginaux respectifs sont eux-mêmes fusionnés,

mais qu'ils se dédoublent dès les premiers stades de leur développement pour constituer des organes indépendants.

Nous devons faire remarquer en outre qu'au cours des divisions successives qui vont se produire dans la portion considérée comme archésporium primitif, il s'introduit, dès le commencement, un phénomène de *stérilisation* spéciale consistant à ne laisser subsister, comme cellules archésporiales actives, que les cellules immédiatement sous-épidermiques, et à condamner les autres cellules inférieures à un rôle secondaire. Cela étant dit, nous trouvons que :

3° finalement, dans chacun des deux lobes placentaires, il existe une couche continue de cellules sous-épidermiques ayant gardé seules le caractère archésporial actif;

4° que, dans cette couche continue, se différencient ensuite les groupes archésporiaux transversaux dont nous avons parlé plus haut et qui vont produire chacun une riche ramification d'ovules par le mécanisme que nous avons expliqué. Nous pouvons comparer ce dernier au processus qui, d'après Bower, produit une ramification analogue dans le sporange de *Botrychium*.

De cette manière, l'archésporange théorique des Orchidées se ramifie par dichotomie jusqu'à isoler finalement des cellules sous-épidermiques uniques se développant chacune en un ovule.

Des recherches nouvelles devront montrer si cette interprétation s'applique à tous les genres qui possèdent, comme les Orchidées, un riche appareil ovulaire.

Il faudra établir en outre pour les groupes à nombre d'ovules restreint, quels sont leurs rapports d'homologie avec le type que nous venons de définir.

Il n'est d'ailleurs pas impossible que l'on soit amené à devoir admettre une origine polyphylétique de l'ovule des Angiospermes.

IIe PARTIE.

Développement de l'ovule et du sac embryonnaire.

Nous avons déjà dit que les ovules prennent naissance sur les protubérances ovuligènes des lobes placentaires et comment leur première ébauche, FIG. 18, résulte de la division transversale des cellules internes des « filaments ovulaires ». Finalement, ces filaments sont constitués d'une couche de cellules extérieures formant une gaine épidermique, fermée au sommet, autour d'une enfilade interne assez longue et ne montrant qu'une cellule en coupe transversale. La gaine extérieure et la file intérieure suivent un développement parallèle, mais indépendant.

Sous ce rapport, disons tout de suite que nous ne pouvons admettre la description que donne Dumée de l'origine de la cellule-mère du sac embryonnaire. Dumée (35) conçoit le filament ovulaire d'une autre façon que nous : pour lui, la file interne de cellules se continue jusqu'au sommet et comprend la cellule épidermique terminale du filament. Pour cet auteur, la gaine extérieure est donc pour ainsi dire un tube ouvert à son extrémité. Or, Dumée, dans la note très succincte qu'il communique à la Société Botanique de France et dans laquelle il considère, il est vrai, un nombre considérable d'orchidées, pense que c'est cette cellule terminale de la file interne (cellule épidermique pour nous) qui se divise pour donner, vers l'intérieur, la cellule-mère du sac embryonnaire, la cellule extérieure devenant, alors seulement, une cellule épidermique définitive.

Nous croyons que l'auteur, qui ne s'est basé d'ailleurs que sur des arguments peu probants, tirés des dimensions cellulaires, aura été induit en erreur par des apparences équivoques. En effet, s'il a pu voir dans des divisions cellulaires, telles qu'il les dessine, par exemple, dans ses fig. 26, 38 et 43, des preuves à l'appui de son opinion, il est possible de leur donner

une autre explication qui maintient l'archéspore des Orchidées dans le cadre général et uniforme des Angiospermes. Il arrive, en effet, qu'une coupe un peu oblique ou bien non exactement médiane du filament ovulaire fasse voir soit une cellule épidermique en division, soit deux cellules épidermiques voisines, d'une manière telle qu'un des noyaux ou une des cellules semble situé en dedans de l'autre, alors qu'ils sont tous deux réellement extérieurs. Ces cas sont même assez fréquents non seulement au sommet du filament, mais encore sur toute sa longueur; seulement, il suffit d'examiner attentivement les coupes précédentes et suivantes pour découvrir l'illusion. Cela étant, nous croyons donc pouvoir donner comme absolument certaine la description qui suit et qui concorde quant aux caractères généraux avec celle qu'en ont donnée les auteurs les plus compétents, notamment Strasburger (7 et 37).

C'est la cellule terminale de la file interne, cellule qui est donc sous-épidermique, qui, à un moment donné, devient la cellule-mère définitive du sac embryonnaire. Elle prend une différenciation très caractéristique, qui apparaît surtout sur des objets qui ont été fixés à la solution de Bouin, fig. **20**, **21**, **22**. Cette cellule et son noyau acquièrent des dimensions plus grandes; le réseau du protoplasme montre des filaments plus fins et plus denses, et paraît par là plus colorable au rouge Congo; le noyau aussi est plus finement réticulé et granulé et se fait remarquer surtout par une affinité excessivement faible pour l'hématoxyline de Heidenhain; on y voit trancher nettement sur un fond presque incolore un nucléole généralement unique et quelques points épais, granuliformes, très chromatiques.

Cette cellule, avons-nous dit, est la cellule-mère définitive du sac embryonnaire. La suite montrera en effet que, sans donner de calotte, elle va subir immédiatement les deux cinèses de maturation.

Nous croyons devoir mentionner un fait qui semble caractéristique pour ce stade du filament ovulaire. Nous voyons, en effet, *le plus souvent*, — il est impossible d'affirmer : *toujours*, à cause de l'aspect confus que présente alors l'ensemble des ovules, — qu'en ce moment la cellule située immédiatement en arrière de la cellule fertile est en division ou bien s'y prépare, fig. **19**, ou encore nous voyons deux cellules présentant des aspects tels qu'on peut les prendre pour deux cellules-sœurs sortant d'une division, fig. **21** et **22**. Nous croyons que ces deux cellules, qui proviennent d'une telle division, constitueront *tout le nucelle* du futur ovule; la portion du filament ovulaire qui se trouve située sous ces cellules constituera le vrai *funicule*.

Bientôt le noyau présente des dispositions toutes différentes; il entre en *synapsis*, FIG. 23, 24, 25, aspect caractéristique de la prophase hétérotypique. Pendant ce temps, apparait la première ébauche du tégument interne, FIG. 24 et 25, aux dépens de cellules épidermiques qui se renflent et se divisent, formant un collier d'abord incomplet autour du filament ovulaire au niveau de la seconde cellule située en arrière de la cellule-mère et que nous considérons comme *la cellule inférieure du nucelle*. En ce moment aussi, des divisions cellulaires se produisent surtout du même côté du filament ovulaire où se développe aussi le plus vigoureusement le tégument, mais un peu en arrière de celui-ci, tendant à replier le sommet du jeune ovule sur le filament que nous pouvons désormais appeler le *funicule*, FIG. 25. Dans la FIG. 26, cette courbure a déjà atteint un degré très prononcé : l'anneau tégumentaire, quoique plus développé à la partie » dorsale » de l'ovule, est complet et se développe par des divisions actives. La cellule-mère du sac embryonnaire a augmenté notablement ses dimensions et dans le noyau s'organisent les gemini hétérotypiques. A la base du nucelle et sur une certaine distance derrière lui, la figure montre en coupe transversale plusieurs cellules sous-épidermiques. Au niveau du tégument, il est certain qu'elles proviennent de la division de cellules épidermiques et qu'elles appartiennent au tégument. Plus loin, il faut voir, dans ces cellules » sous-épidermiques « anormales, un cas analogue à celui qui explique les erreurs de description de DUMÉE, nous voulons dire qu'il s'agit ici de cellules épidermiques qui se projettent dans la coupe, qui est en cet endroit un peu excentrique, entre la file médiane et les cellules épidermiques latérales voisines.

Bientôt après va s'accomplir la première cinèse de maturation : la FIG. 27 montre une métaphase hétérotypique caractéristique, reconnaissable à la forme de ses chromosomes. Jusqu'ici, le noyau et les figures de division occupent sensiblement le centre de la cellule en question. Celle-ci s'est encore développée au détriment, dirait-on, des cellules épidermiques environnantes qui se désorganisent surtout dans la partie comprise entre le nucelle avec son sac embryonnaire et le tégument. Celui-ci s'est en effet fortement accru vers le sommet. On voit que se forme aussi vers ce stade l'ébauche du second tégument, le tégument externe, FIG. 27. On distingue aussi les deux cellules nucellaires et, dans leur prolongement, la file cellulaire interne du funicule. Celle-ci peut donc présenter à la base du nucelle deux cellules intérieures en coupe transversale; il est possible qu'elles proviennent de la division longitudinale d'une cellule interne en vue de consolider la

base d'insertion de l'ovule et des téguments. Généralement cependant les cellules intérieures supplémentaires sont le produit de cellules épidermiques ayant contribué à la constitution des téguments.

Les FIG. **28** et **28**[bis] montrent des télophases de cette cinèse hétérotypique et la formation de la plaque cellulaire. La cellule-mère est toujours située immédiatement sous l'épiderme. Nous devons faire remarquer aussi que la figure cinétique devient en général fortement excentrique en ce moment. Cela se voit très bien dans la FIG. **28** qui est empruntée à une coupe bien médiane de l'ovule. Cela n'est pas le cas pour la FIG. **28**[bis], où la plaque cellulaire paraît diviser la cellule en deux parties sensiblement égales. Ce n'est cependant qu'une apparence. Aussi, quand la division cellulaire est achevée, on trouve toujours les deux cellules qui en dérivent caractérisées par une inégalité des plus frappantes, FIG. **29** et **30**. La cellule postérieure a conservé pour ainsi dire intégralement pour elle les dimensions de la cellule-mère dont elle dérive. Son noyau, très volumineux, gagne le centre et entre dans un stade de repos intercinétique momentané pour se diviser bientôt une seconde fois. Quant au protoplasme, il montre encore la même densité et le même aspect que celui de la cellule-mère. La cellule antérieure est très petite et se trouve comme écrasée entre la grande cellule et l'épiderme : son protoplasme est très réduit et son noyau devient bientôt excessivement chromatique, de façon à se présenter le plus souvent comme une tâche noire difforme occupant toute la cavité cellulaire, FIG. **30**, **32** et **34**. En somme, cette cellule commence à montrer, immédiatement après sa formation, les signes caractéristiques d'une profonde désorganisation. Cependant, il arrive dans certains cas qu'on découvre dans son noyau des dispositions qui esquissent vaguement une tentative de division nucléaire : on dirait parfois qu'il s'y dessine des chromosomes, FIG. **29** et **31**. Nous n'avons jamais observé que la division s'y achevât. Peut-être faut-il voir, à la FIG. **34**, dans la ligne un peu plus claire qui traverse obliquement la cellule, un vague vestige de cette division, et encore cela est-il très douteux.

La grande cellule ne tarde pas, ainsi que nous l'avons déjà dit, à subir la cinèse homéotypique. La métaphase en est représentée dans la FIG. **31**. La figure occupe encore sensiblement le plan équatorial; il n'en est plus de même quand elle est arrivée à la télophase : pendant ce temps, elle s'est trouvée de nouveau sous l'influence d'une force qui la refoule de plus en plus vers le sommet de la grande cellule, FIG. **32**; elle y achève la division cellulaire qui sépare encore une fois deux cellules caractérisées par les mêmes diffé-

rences que celles provenant de la cinèse hétérotypique, FIG. 34. La grande cellule est le sac embryonnaire. Par elle, la seconde petite cellule est refoulée contre la première, où elle ne tarde pas non plus à se désorganiser. En ce moment, le tégument interne a atteint un développement tel que son bord extérieur est parvenu à la hauteur du sommet de l'ovule, FIG. 31, 33 et 34. Plus rarement il la dépasse à ce stade (celui de la 2e cinèse de maturation), FIG. 32. L'épiderme compris entre lui et le nucelle montre une destruction de plus en plus accentuée.

Nous avons figuré aussi un cas où il ne se forme pas de plaque cellulaire entre les deux noyaux résultant de la cinèse homéotypique, FIG. 33. Le noyau extérieur y semble destiné à se résorber comme tel au sein de la grande cellule. Nous devons ajouter que c'est l'unique cas que nous avons observé. Nous avons minutieusement vérifié l'absence de toute membrane et la présence d'une seule cellule polaire; ce dernier fait montre donc bien qu'il ne s'agit pas ici d'une division nucléaire dans le sac embryonnaire. C'est ce que confirment d'ailleurs l'état du développement du tégument interne et la position des noyaux qui est encore très excentrique, alors que la première division nucléaire dans le sac embryonnaire se fait suivant une symétrie des plus rigoureuses. La coupe est cependant bien médiane.

Dans la même figure, nous remarquons encore la file interne du funicule, qui reste toujours unicellulaire en coupe transversale. L'ovule est devenu franchement anatrope, et le second tégument externe se forme unilatéralement, du côté opposé au funicule.

Les deux divisions que nous venons de signaler comme les deux cinèses de maturation sont celles qui produisent, dans les végétaux, les *tétrades de spores*. Dans les Angiospermes, il ne se produit généralement, dans le macrosporange ou ovule, qu'une seule tétrade de macrospores, dont même une seule se développe normalement aux dépens des autres. Aussi la tendance à favoriser le développement exclusif d'une seule cellule de la tétrade se manifeste-t-elle souvent déjà d'une manière plus ou moins accentuée au cours des divisions de la cellule-mère, et il en résulte souvent *une* grande cellule accompagnée de trois cellules homologues, mais réduites. De plus, cette réduction peut même atteindre un tel degré que l'une des deux cellules qui résulte de la première division de la cellule-mère et qui doit rester stérile, est soumise si rapidement à la résorption qu'elle ne parvient pas à accomplir la seconde cinèse de maturation. Il ne se produit, en ce cas, qu'une tétrade incomplète. C'est le cas pour les Orchidées : la première

petite cellule polaire ne parvient pas à accomplir la cinèse homéotypique et est résorbée comme telle. La grande cellule qui lui est homologue, se divise et donne encore une petite cellule stérile et une grande qui seule se développe en une cellule apte à continuer le cycle d'évolution normale. C'est le sac embryonnaire.

La maturation de l'œuf des animaux comporte des phénomènes analogues. Aussi, à cause de cette analogie avec les « globules polaires », pouvons-nous désigner les cellules stériles réduites, résultant de la division inégale de la cellule-mère du sac embryonnaire et telles qu'on les rencontre dans l'ovule des Orchidées, sous le nom de « cellules polaires » ou « polocytes ».

Le Gamétophyte.

La phase gamétophytique s'accomplit normalement : le noyau du sac embryonnaire, par trois divisions successives, fournit les huit noyaux.

La première de ces divisions se passe d'une façon rigoureusement symétrique à l'intérieur de la cavité cellulaire, FIG. **35** et **36**. Il ne se forme pas de plaque cellulaire, et les deux noyaux, encore assez volumineux, se rendent, par un mouvement symétrique, vers les deux extrémités du sac embryonnaire. En ce moment, le tégument interne a rejoint ses bords au-dessus du nucelle et le tégument externe s'est déjà développé notablement. Les deux cellules polaires se désorganisent visiblement; il en est de même de l'épiderme qui est résorbé surtout au niveau d'insertion des téguments, c'est-à-dire à la hauteur du nucelle et de la base du sac embryonnaire. Au-dessus des deux cellules polaires en dégénérescence, on remarque souvent une cellule épidermique relativement bien conservée, FIG. **34**, **35** et **36**.

La FIG. **37** montre la deuxième division nucléaire; elle rend compte aussi de l'état de développement des téguments et du degré de résorption des cellules épidermiques et polaires. On y remarque en outre toujours la file unicellulaire interne du funicule.

Nous devons également appeler l'attention sur le fait que les deux cellules, que nous avons considérées comme nucellaires, — les deux cellules sous jacentes d'abord à la cellule-mère en division, FIG. **27-34**, et plus tard au sac embryonnaire lui-même, FIG. **35-37**, — conservent un aspect de vitalité active : gros noyaux normalement constitués et chromatiques, et protoplasme assez dense. Par là, elles se distinguent facilement des cellules sous-épidermiques voisines, surtout dans un stade un peu plus avancé.

D'autre part, on les voit toujours comme entourées par les restes écrasés des cellules épidermiques primitives.

Enfin, les quatre noyaux du sac embryonnaire se divisent simultanément une dernière fois, FIG. 38 *a* et *b*, et produisent ainsi huit noyaux qui vont s'orienter dans le sac embryonnaire suivant le schéma général. Ces deux figures représentent deux coupes successives d'un même ovule et montrent quatre métaphases, *a*, *b*, *c* et *c*', *d*. Il se forme ainsi un appareil oosphérien normal, un double noyau polaire et trois cellules antipodales. Ces dernières cellules surtout se réduisent à des dimensions très petites. De plus, le sac embryonnaire est en ce moment très vacuolisé; il ne possède plus qu'un protoplasme très appauvri et n'est enveloppé que par les deux téguments, l'épiderme étant en ce moment presque totalement résorbé. Il en résulte qu'il est difficile d'obtenir de ce stade des figures bien complètes, montrant l'arrangement des huit noyaux à l'intérieur du sac embryonnaire. Cependant, à cause de la minutie avec laquelle nous avons examiné nos préparations — et celles-ci en nombre très considérable, — il ne peut y avoir aucun doute au sujet de la réalité de la description que nous venons de donner.

Il est vrai que PACE (36), en étudiant une autre Orchidée, le *Cypripedium*, arrive à des conclusions différentes et donne, de l'évolution de la macrospore, une interprétation qui s'écarte notablement du schéma normal des Angiospermes. Ceci nous a un peu étonné, d'autant plus que les Orchidées que nous avons étudiées montrent des analogies si complètes dans toutes les parties de leur évolution. La description de PACE semble donc demander une confirmation. Nous espérons d'ailleurs pouvoir revenir plus spécialement sur ce sujet et en reprendre l'examen sur un matériel approprié.

La fécondation semble se produire, dans toutes les plantes que nous avons étudiées, de la façon normale.

Quant à l'embryogénèse, nous n'avons pas encore entre les mains les éléments suffisants pour en donner une histoire complète et nous nous réservons de traiter cette question dans un travail ultérieur. Nous y reprendrons en même temps, avec plus de détails, les autres points de la seconde partie du présent mémoire, sur lesquels nous avons dû passer trop rapidement. Nous nous sommes contenté d'en présenter à grands traits les principales données.

CONCLUSIONS.

I[e] Partie : Ovulogénèse.

1. Tout le nucelle et toute la masse interne du funicule d'un ovule individuel des Orchidées, de *Monotropa* et de plusieurs autres plantes, proviennent d'une seule cellule sous-épidermique.

Nous attribuons à cette cellule un caractère archésporial théorique et, par conséquent, au massif qui en dérive, la valeur d'un tissu sporogène.

2. Ces cellules sous-épidermiques, qui se différencient au sein de chacune des protubérances placentaires horizontales, montrent, entre elles et avec les cellules sous-épidermiques voisines inertes, des relations d'origine très étroites.

Nous devons les considérer toutes comme formant un massif homogène et entièrement sporogène en théorie, dans lequel, par un processus spécial de stérilisation, certaines cellules sont électivement différenciées pour fournir les ovules.

3. Ces protubérances sont portées par les doubles lobes placentaires; au début, nous voyons, dans chacun de ces lobes, une couche sous-épidermique continue, présentant deux ou trois cellules en coupe transversale. Au sein de cette couche, se différencient, à différents niveaux transversaux, quelques-unes de ces cellules : chacun de ces groupes de cellules donne naissance à une protubérance ovuligène.

Nous considérons chacun de ces groupes comme étant l'archésporium primitif théorique d'une protubérance ovuligène. Nous pouvons cependant aller plus loin, et il est possible de considérer ces différents groupes cellulaires comme des portions isolées, par stérilisation spéciale de certaines cellules, au sein de la couche continue dont ils font partie et qui serait tout entière théoriquement sporogène.

4. Il existe une telle couche continue dans les deux lobes du placenta, et ces deux couches dérivent de la bifurcation d'une couche primitivement unique, encore une fois par le même processus de stérilisation. Chacune de

ces couches primitives est située au niveau de suture de deux feuilles carpellaires.

Nous sommes ainsi amené à devoir reculer peut-être l'archésporium primitif jusqu'à cette unique protubérance placentaire primitive, qui se forme ainsi à ces niveaux de suture; aussi, nous admettons qu'il se forme un sporange le long de chacun des bords ventraux de la feuille carpellaire, mais que les sporanges de deux feuilles voisines se sont fusionnés deux par deux aux niveaux de suture de ces feuilles; qu'ils deviennent indépendants dans la suite; que certaines portions isolées de ces sporanges sont destinées à fournir les protubérances ovuligènes, les autres parties demeurant stériles.

IIe Partie : Développement de l'ovule et du sac embryonnaire.

1. La cellule-mère du sac embryonnaire se différencie directement aux dépens de la cellule terminale *sous-épidermique* de la rangée cellulaire interne des filaments ovulaires.
2. Il ne se forme pas de cellules de calotte.
3. Il se forme, par les deux cinèses de maturation, une tétrade incomplète. La cellule interne de cette tétrade se développe en un sac embryonnaire. Les deux autres cellules, à cause de leurs dimensions réduites et de leur destination à une résorption immédiate, sont comparables aux globules polaires de l'ovogénèse animale et peuvent être désignées provisoirement sous le nom de cellules polaires ou polocytes.
4. Les espèces étudiées par nous se conforment, en ce qui concerne l'évolution ultérieure de la mégaspore (sac embryonnaire), au schéma général des Angiospermes. Il faudrait donc vérifier si le sac embryonnaire du *Cypripedium*, dont Pace interprète le développement d'une tout autre façon, constitue réellement le type spécial anormal que l'auteur a décrit.
5. La fécondation semble s'accomplir suivant le processus normal.

Le présent travail a été exécuté à l'inspiration et sous la direction de M. le Professeur Grégoire, à qui nous tenons à exprimer ici notre profonde reconnaissance pour les bons conseils qu'il n'a cessé de nous prodiguer.

BIBLIOGRAPHIE.

1. *E. Warming* : De l'ovule; Ann. Sc. Nat., Bot., 1877.

2. *W. Hofmeister* : Embryobildung der Phanerogamen; Jahrb. f. wiss. Bot., I. 1858.

3. *E. Strasburger* : Die Coniferen und die Gnetaceen, 1872.

4. *J. M. Coulter et C. J. Chamberlain* : Morphology of Angiosperms, 1903. Voir aussi la bibliographie citée dans cet ouvrage, p. 66.

5. *L. Koch* : Die Entwicklung des Samens von Monotropa hypopitys; Jahrb. f. wiss. Bot., XIII, 1882.

6. *Id.* : Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen; Heidelberg, 1879.

7. *E. Strasburger* : Die Angiospermen und die Gymnospermen; Jena, 1879.

8. *E. Fischer* : Zur Kenntniss der Embryosack-Entwicklung; Jenaische Zeits., XIV, 1880.

9. *L. Guignard* : Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes; Ann. Sc. Nat., Bot., 1882.

10. *S. Murbeck* : Parthenogenetische Embryobildung in Gattung Alchemilla; Lunds Univ. Arsskr., 1901.

11. *F. Péchoutre* : Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées; Ann. Sc. Nat., Bot., 1902.

12. *J. S. Webb* : A morphological Study of the flower and embryo of Spiraea; Bot. Gaz., XXXIII, 1902.

13. *W. Treub* : Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel; Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, X, 1891.

14. *T. C. Frye* : The Embryosac of Casuarina stricta; Bot. Gaz., XXXVI, 1903.

15. *M. Benson* : Contribution to the Embryology of the Amentiferœ; Trans. Lin. Soc. London, III, 1894.

16. *A. H. Conrad* : A Contribution to the Life-history of Quercus; Bot. Gaz., XXIX, 1900.

17. *G. Karsten* : Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen; Flora, Bd 90, 1902.

18. *C. J. Chamberlain* : Contribution to the Life-history of Salix; Bot. Gaz., XXIII, 1897.

19. *D. Mottier* : Contribution to the Embryology of the Ranunculaceœ; Bot. Gaz., XX, 1895.

20. *J. M. Coulter* : The Life-history of Ranunculus; Bot. Gaz., XXV, 1898.

21. *F. S. Lloyd* : The comparative Embryology of the Rubiaceœ; Bull. Torrey Bot. Club, 1899 et 1902.

22. *W. Treub* : Observations sur les Loranthacées; Ann. Sc. Nat., Bot., 1882; — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 1883 et 1885.

23 *R. Chodat et Ch. Bernard* : Sur le sac embryonnaire de l'Helosis guyanensis; Journal de Bot., XIV, 1900.

24. *A. Engler* : Syllabus der Pflanzenfamilien; Berlin, 1907.

25. *A. Schacht* : Ueber Pflanzen-Befruchtung; Jahrb. f. wiss. Bot., I, 1858.

26 *B. Jönsson* : Polyembryonie hos Trifolium pratense; Ref. dans Bot. Ctrlbl., 1883.

27. *Th. C. Frye* : A morphological Study of certain Asclepiadaceœ; Bot. Gaz., XXXIV, 1902.

28. *D Mottier* : On the Embryosac and Embryo of Senecio aureus L.; Bot. Gaz., XVIII. 1893.

29. *H. Marshall Ward* : A contribution to our Knowledge of the Embryosac in Angiosperms; Journ. of Linn. Soc., London, XVII, 1880.

30. *S. Schwere* : Zur Entwicklungs-Geschichte der Frucht von Taraxacum officinale; Flora, Bd. 82, 1897.

31. *D. Mottier* : On the development of the Embryosac of Arisœma triphyllum; Bot. Gaz., XVII, 1892.

32. *C. Bernard* : Recherches sur les sphères attractives dans les végétaux; Journal de Bot., XIV, 1900.

33. *C. J. Chamberlain* : Methods in Plant-Histology; Chicago, 1905.

34. *F. Bower* : The origin of a Land-Flora; London, 1908.

35. *Dumée* : Note sur le sac embryonnaire des Orchidées; Bull. Soc. Bot. de France, 1899.

36 *L. Pace* : Fertilization in Cypripedium; Bot. Gaz., XLVI, 1907.

37. *E. Strasburger* : Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen; Iena, 1884.

38. *R. Vandendries* : Contribution à l'étude du développement chez les Crucifères; La Cellule, XXV, 1909.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nos dessins ont été pris, à l'aide de la chambre claire de Abbe, *à la hauteur de la platine du microscope. Les instruments optiques mentionnés dans la légende de chaque figure sont ceux de* Zeiss.

PLANCHE I.

Les fig. **1-6** se rapportent à *Orchis maculata.*

FIG. **1.** Début du placenta encore unique. DD × 2.

FIG. **2** et **2bis.** Même stade. DD × 4.

FIG. **3.** Apparition des deux lobes du placenta. DD × 4.

FIG. **4.** Accentuation des deux lobes. DD × 4.

FIG. **5.** Divisions anticlines dans les lobes. DD × 4.

FIG. **6.** Apparition des ramifications dans une protubérance placentaire. DD × 4.

Les fig. **7-17** se rapportent à *Epipactis palustris.*

FIG. **7** et **8.** Les deux lobes placentaires en formation. DD × 2.

FIG. **9.** Coupe transversale d'un lobe, passant entre deux protubérances transversales. DD × 4.

FIG. **10.** Coupe passant par une protubérance transversale. DD × 4.

FIG. **11.** Début de la ramification dans une protubérance placentaire. DD × 2.

FIG. **12** et **13.** Accentuation de la ramification. DD × 2.

FIG. **14.** Coupe d'ensemble (reconstituée) d'un lobe ramifié. A × 4.

FIG. **15.** Deux filaments ovulaires. DD × 2.

FIG. **16.** Coupe longitudinale d'un lobe placentaire, montrant les protubérances transversales. A × 4.

FIG. **17.** Une des protubérances transversales vue en coupe longitudinale. Imm. hom. 1,30, 2 mm. × 4 comp.

FIG. **18.** *Orchis maculata.* Filament ovulaire. DD × 4.

Les FIG. **19-22** se rapportent à *Neottia ovata.*

FIG. **19.** Apparition de la cellule-mère du sac embryonnaire. Division de la cellule sous-jacente (origine du nucelle). Obj. 1,30 × 4 comp.

FIG. **20.** Cellule-mère définitive. Obj. 1,30 × 4 comp.

FIG. **21.** Comme la FIG. **19.**

FIG. **22.** Même stade. Obj. 1,30 × 4 comp.

PLANCHE II.

FIG. **23.** *Neottia ovata.* Synapsis. Obj. 1,30 × 4 comp.

FIG. **24.** *Neottia ovata.* Synapsis. Apparition du premier tégument. Obj. 1,30 × 4 comp.

Toutes les autres figures se rapportent à *Epipactis palustris* et sont toutes dessinées à l'aide de l'obj. 1,30, 2 mm. et de l'oc. 4 comp.

FIG. **25**. Synapsis. Apparition du premier tégument.

FIG. **26.** Stade pachytène; l'ovule se recourbe.

FIG. **27.** Métaphase hétérotypique; deux cellules de nucelle, funicule, début du second tégument.

FIG. **28** et **28**BIS. Télophase I. Division inégale du sporocyte; les deux cellules de nucelle.

FIG. **29** et **30**. Intercinèse; un « polocyte » et le sporocyte II.

FIG. **31.** Homéotypie.

FIG. **32.** Division homéotypique inégale.

FIG. **33.** Caryocinèse homéotypique non suivie de la division cellulaire.

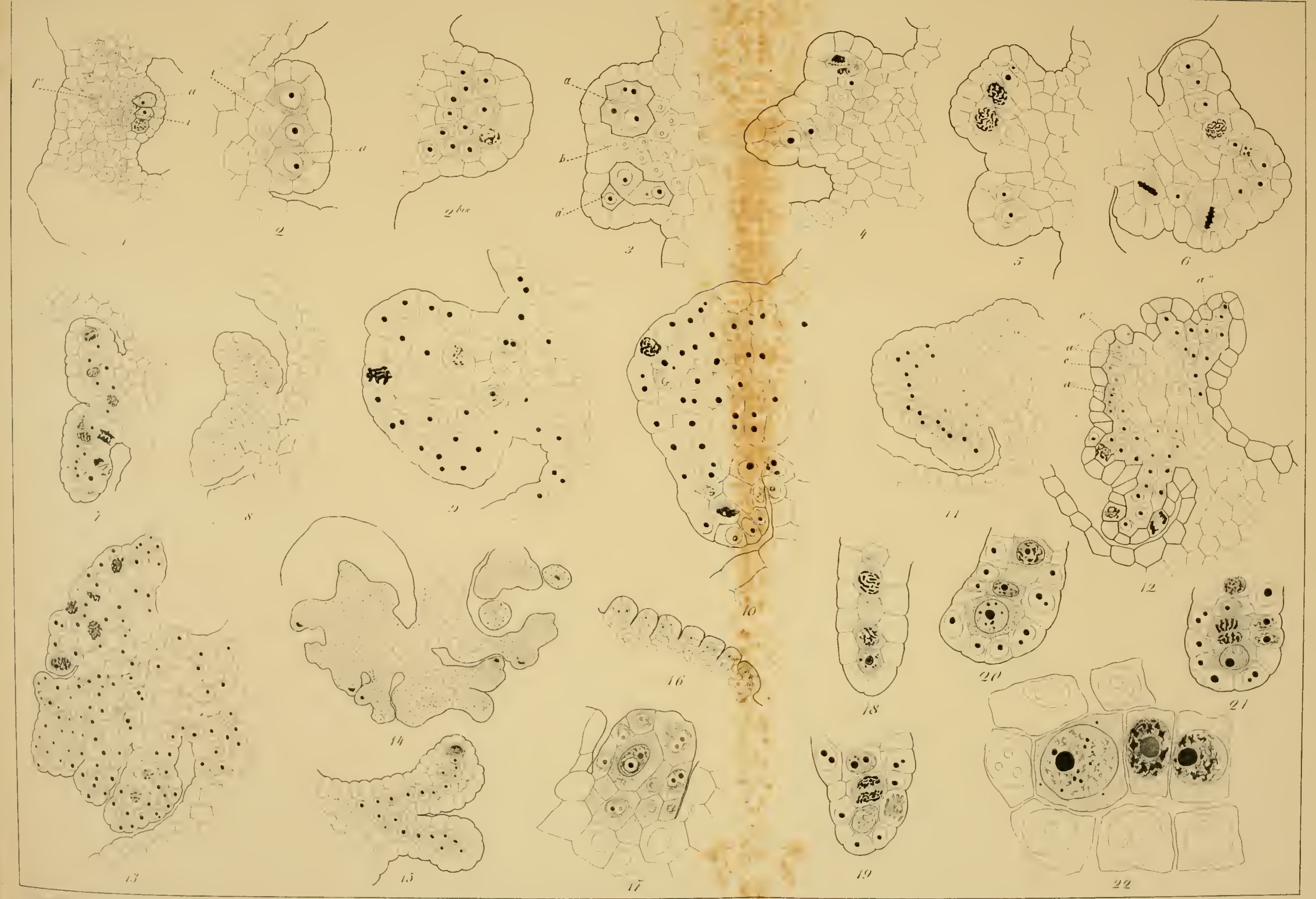
FIG. **34.** Les deux polocytes, le sac embryonnaire, le nucelle; l'épiderme se résorbe de plus en plus.

FIG. **35** et **36.** Première cinèse de la macrospore. Les polocytes écrasés.

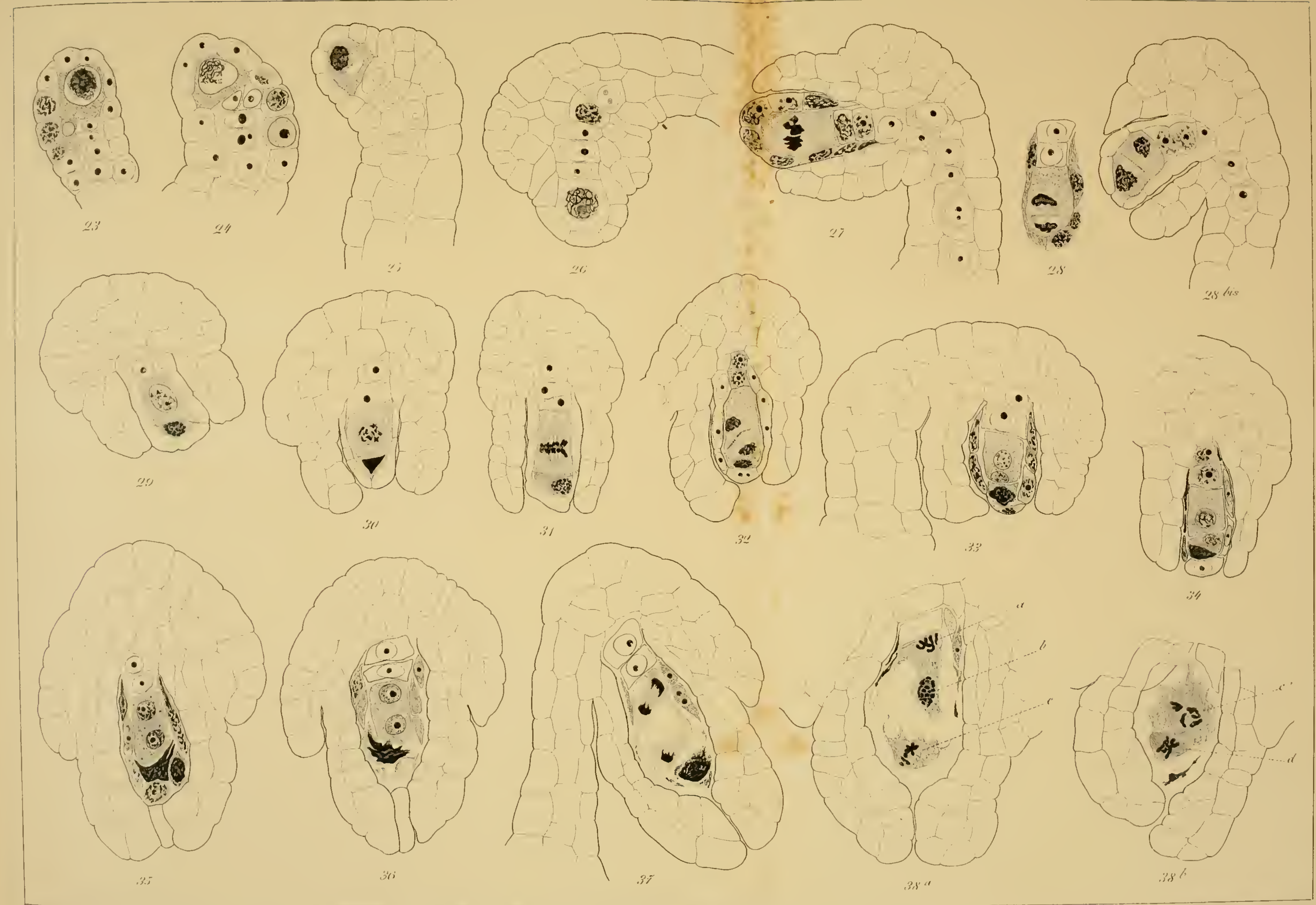
FIG. **37.** La seconde cinèse de la macrospore.

FIG. **38**A et **38**B. La troisième cinèse du sac embryonnaire. *a*, une figure antipodale; *b*, la seconde figure antipodale; *c* et *c'*, une figure micropylaire; *d*, la seconde figure micropylaire.

Planche I



Lith. de Ve Ad. Lacrosse … Brux.


23
24
25
26
27
28
28 bis
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38 a
38 b
a
b
c
c
d

ÉTUDE

SUR LES

FIBRES MUSCULAIRES D'ASCARIS

I. FIBRES PARIÉTALES,

PAR

P. CAPPE DE BAILLON.

Travail du laboratoire de Gemert.

(Mémoire déposé le 15 février 1911.)

ÉTUDE

SUR LES

Fibres musculaires d'Ascaris

I. FIBRES PARIÉTALES

INTRODUCTION.

L'objet principal de ce travail est l'*Ascaris megalocephala*. L'étude de l'*A. lumbricoïdes* et de l'*A. mystax* nous ayant plusieurs fois permis de contrôler ou d'éclaircir des données douteuses, nous emprunterons à ces deux espèces quelques détails.

Les cellules musculaires d'*Ascaris*, appelées plus communément fibres musculaires, se ramènent à deux types principaux représentés, l'un par la fibre pariétale, l'autre par la fibre spéciale. Nous nous occuperons successivement de ces deux groupes de fibres; il ne sera ici question que du premier.

Tant de travaux de tout genre ont été publiés sur l'*Ascaris* et en particulier sur sa musculature, que cet essai de monographie ne peut pas avoir pour le lecteur l'attrait de la nouveauté. Il nous a paru, néanmoins, qu'une revue critique des acquisitions déjà faites dans un domaine si difficile à explorer, avait en elle-même sa raison d'être. Nous serions heureux si la précision de quelques points discutés et l'addition d'un certain nombre de données nouvelles assuraient à ce travail un caractère suffisant d'originalité.

Les observations qui suivent ont été faites au laboratoire de Gemert, où le sujet nous avait été indiqué. Nous remercions ici le P. Pantel de la bienveillance avec laquelle il nous a assisté de ses précieux conseils au cours de nos recherches (1).

(1) Nous aurons à rappeler dans la seconde partie une note sur la musculature d'*Ascaris*, publiée en commun par G. Gilson et J. Pantel, où était annoncée une étude d'ensemble à laquelle les auteurs ont renoncé depuis. Nos remercîments s'adressent donc aussi à Monsieur le professeur Gilson, dont le désintéressement nous permet de reprendre ce travail.

Méthodes.

Il n'est pas nécessaire d'avoir longtemps travaillé l'*Ascaris* pour savoir que cet animal présente, au point de vue de la fixation, des difficultés spéciales. Les fixateurs qui nous ont donné les meilleurs résultats sont : la liqueur de Perenyi et la solution chloroforme-alcool absolu-acide acétique, suivant la formule de Carnoy-Gilson (1).

Les détails morphologiques nous ont été fournis par des dissociations mécaniques après fixation préalable et macération prolongée. Nous avons également fait usage des digestions à la potasse.

Les coupes diversement orientées et pratiquées sur des individus fixés dans l'état d'extension le plus parfait possible, ont fourni les autres indications.

La coloration à l'hématoxyline ferrique s'est montrée supérieure à toutes les autres colorations.

Maison d'études philosophiques et scientifiques, s. j.

Gemert (Hollande), février 1911.

(1) Remarquons en passant que le formol acéto-picrique, d'un emploi si universel et si avantageux pour la plupart des objets, n'a donné que des résultats médiocres.

DIVISION DU TRAVAIL.

PREMIÈRE PARTIE : *Fibres pariétales.*

A. Forme des fibres musculaires pariétales.
  a. Fibres sublatérales.
  b. — intermédiaires.
  c. — submédianes.
  d. — de l'extrémité céphalique.
  e. — de l'extrémité caudale.

B. Disposition.

C. Structure.
  a. Noyau.
  b. Cytoplasme : substance *contractile* et substance *non contractile.*
    α. Structure des deux substances.
    β. Rapport des deux substances.
  c. Membrane.

D. Rapports.
  a. Rapports des fibres musculaires entre elles.
  b. — — — avec les parois du corps.
  c. — — — avec les troncs nerveux.
  d. — — — avec le tissu de soutien et les viscères.

Conclusions générales et résumé.

PREMIÈRE PARTIE.

FIBRES PARIÉTALES.

A. Forme.

Un coup d'œil sur les FIG. **1**, **4**, **13**, **14**, **15**, suffit à fixer les idées sur les caractères généraux de la fibre pariétale. Celle-ci présente, en dépit des variations accidentelles, deux parties qu'il est aisé de distinguer : l'une, d'allure assez constante, est allongée et fusiforme, *f*, nous la désignerons

sous le nom de *fuseau*; l'autre, plus polymorphe, mais toujours développée dans le sens transversal, se décompose en une région basilaire, *p*, appliquée contre le fuseau et en un ou plusieurs bras, *b*, qui s'en détachent. La région basilaire, quand elle est développée, affecte la forme d'une poche à contours capricieux; nous lui donnerons le nom de *panse*, réservant celui de *bras* pour désigner la ou les parties effilées qu'elle émet vers l'intérieur du corps.

Ces trois parties : fuseau, panse et bras, existent, croyons-nous, dans toutes les fibres pariétales. Leur distinction cependant est quelquefois difficile, en particulier dans les fibres qui tapissent la paroi des extrémités du corps. Le fuseau n'est jamais régulier et ce n'est que par exception qu'il peut présenter une section isodiamétrale. Presque toujours il est aplati en un ruban dont le bord interne porte la panse et le système transversal, tandis que le bord externe est tourné du côté de la cuticule.

Pour se rendre compte des particularités de forme les plus importantes que peuvent affecter les trois parties de la fibre, il est avantageux d'explorer par dilacération des tronçons de champs musculaires prélevés à divers niveaux. L'ensemble des éléments que l'on parvient à isoler se ramène à trois types, que l'on rencontre respectivement, dans chacun des quatre champs musculaires, *a)* au voisinage du cordon latéral, *b)* au milieu du champ, *c)* près de la ligne médiane. Nous les passerons rapidement en revue, en laissant de côté pour le moment les fibres des extrémités céphalique et caudale, qui feront l'objet d'une remarque spéciale. Afin de faciliter la description, on peut faire usage, pour désigner ces éléments, des appellations de fibres sublatérales, fibres intermédiaires, fibres submédianes.

a. *Fibres sublatérales.* — Le fuseau, au voisinage du cordon latéral, nous a toujours paru plus long et plus étroit que dans les autres parties du champ musculaire. Nous en avons rencontré qui mesuraient plus de 6^{mm} de long, même après le retrait considérable occasionné par les réactifs. Notons en passant qu'une telle longueur est bien supérieure à celle que les ouvrages généraux assignent aux fibres des Nématodes en général (Perrier, 2^{mm}), ou même que les monographies signalent chez des espèces déterminées, l'*A. lumbricoïdes* par exemple (Leuckart, Vogt et Yung, $2\text{-}3^{mm}$). Le bord externe est lisse, ondulé et présente presque toujours au niveau de la panse une sinuosité rentrante. Le bord interne est aussi régulier que le bord externe et s'il porte quelquefois des boursouflures, ou des aspérités, ces accidents cependant sont sans importance et n'en masquent pas la di-

rection générale. Sur le plat du fuseau on remarque toujours des plages plus transparentes correspondant à une diminution dans l'épaisseur du ruban, ou encore à une modification dans sa structure.

La partie transversale envisagée dans son ensemble est élargie à l'origine et aplatie comme le fuseau, mais elle s'atténue bien vite en un bras très long. La dilatation basilaire, FIG. 1, représente la panse. Sa forme réduite lui a valu d'être prise par les premiers observateurs pour une plaque motrice à laquelle aurait abouti une fibre nerveuse, le bras. L'insertion de la panse, quand celle-ci est unique, partage toujours en deux parties égales la longueur du fuseau. Mais il n'est pas rare de rencontrer une panse morcelée en deux ou plus de deux renflements. Dans ce cas, si les deux renflements sont de même importance et donnent insertion à des bras de même force, ils sont placés symétriquement par rapport au noyau et le bord externe du fuseau présente une sinuosité rentrante vis-à-vis de chacun d'eux, FIG. 2. Si l'une des panses secondaires est dépourvue d'appendices ou ne porte que des cordons grêles et à peine prolongés, le noyau sera plus rapproché de la panse principale. La FIG. 3 offre un exemple de cette curieuse disposition.

Il est difficile de ne pas endommager le bras dans les manœuvres de la dissociation. Dans les cas les plus favorables, on obtient des formes telles que celle donnée par la FIG. 1, où la rupture du bras s'est produite tout près des points d'attache. On y voit ce long prolongement cellulaire se diviser en élégantes digitations par lesquelles il prenait contact avec la ligne médiane ou avec des bras voisins. Sur son parcours, quelques dilatations et quelques rameaux accessoires.

La forme de la fibre au voisinage du cordon latéral est assez constante et ne présente que des différences insignifiantes quand on passe de la région du corps encombrée par les organes génitaux à celle où la musculature peut se développer jusqu'à l'intestin. Tout au plus peut-on remarquer dans ce dernier cas que la largeur du fuseau augmente aux dépens de sa longueur. C'est là du reste une loi qui nous a paru très générale.

b. *Fibres intermédiaires.* — Le fuseau, au milieu du champ musculaire, est très large et à contour irrégulier, FIG. 4. Ajoutons qu'il est toujours très comprimé et d'une grande transparence quand on l'examine à plat. Le bord externe rappelle celui de la fibre sublatérale. Quant au bord interne, il est littéralement déchiqueté. Après un court trajet rectiligne effectué au niveau du noyau, il se déprime bientôt brusquement — quel-

quefois même à angle droit dans les fuseaux les plus larges — pour reprendre ensuite sa marche oblique et venir enfin tomber sur le bord externe. Souvent un appendice aigu, greffé sur la partie déclive du bord interne, vient encore en augmenter l'irrégularité. C'est chez le ♂, dans la partie antérieure du corps, que s'observent surtout ces particularités.

Des modifications non moins remarquables ont lieu dans le système transversal de la fibre, modifications toutefois qui varient avec la région du corps explorée. La panse prend une importance croissante à mesure que l'on s'éloigne du bourrelet latéral et c'est au milieu du champ musculaire qu'elle est le plus développée. Les FIG. **5-11** mettent sous les yeux quelques aspects de cette curieuse formation. Elle peut être simple, FIG. **5**, ou bifurquée, FIG. **9**; porter un bras unique latéral, FIG. **4**, **7**, **10**, ou apical, FIG. **5**. Quand elle se termine librement, la panse est ordinairement arrondie à son extrémité, FIG. **4**, **8**, mais elle est parfois tronquée, FIG. **11**, ou surchargée d'une boursouflure accessoire, FIG. **7**. Dans tous les cas, il est très ordinaire qu'elle porte au moins de minces cordons d'attache, FIG. **4**, **10**; des prolongements du même genre se rencontrent également sur les flancs, FIG. **11**.

Dans quelques cas très rares, mais observés cependant plusieurs fois, il est impossible de reconnaître aucun vestige de bras, FIG. **8**.

La panse n'est plus aplatie comme tout à l'heure dans les fibres sublatérales, elle est au contraire renflée, souvent très brusquement, au point de présenter comme une sorte d'étranglement à sa base.

Si maintenant d'une région libre on passe à des régions de plus en plus encombrées par les organes génitaux, on voit le système transversal se réduire progressivement. Le bras principal devient une simple continuation de la panse et l'ensemble de la fibre nous ramène ainsi au type précédemment décrit.

c. *Fibres submédianes.* — Au voisinage de la ligne médiane, le fuseau tend à reprendre la forme qu'il avait à l'autre bord du champ musculaire, tout en demeurant plus large et plus court, surtout chez le ♂. La FIG. **12** représente la partie moyenne d'une de ces fibres, la FIG. **13**, une fibre entière prise chez un individu jeune.

La panse constitue en général un tronc volumineux, très court, qui se ramifie bientôt d'une façon très irrégulière. Les remarques qui ont été faites plus haut sur la situation respective des panses multiples et du noyau trouvent encore ici leur application.

d. *Fibres de l'extrémité céphalique.* — Bien que construites sur le type qui vient de nous occuper, ces fibres présentent des particularités qui nous obligent à leur consacrer quelques remarques.

Il est à noter d'abord qu'elles sont moins nombreuses dans un même champ. Au nombre de 220 environ vers le milieu du corps, chez la ♀, les fibres ne sont plus qu'une vingtaine au niveau du collier œsophagien. Elles sont, en second lieu, plus petites, comme le montre la comparaison des FIG. **14** et **1** dessinées à un même grossissement. Si l'on ajoute à cette double circonstance que les bras, au niveau dont nous parlons, ne se portent plus transversalement sur les cellules voisines, comme il arrive pour les fibres ordinaires, on comprendra que le développement du fuseau puisse se faire librement et de la même manière pour les éléments d'un même champ. Le bord externe est aussi plus régulier. Il ne porte plus la sinuosité médiane signalée dans les autres fibres, mais par contre il offre un caractère tout nouveau. Sur une étendue assez considérable, à partir de l'extrémité antérieure, existe une frange d'assez longues fibrilles dirigées obliquement en avant, FIG. **14**. Nous aurons à nous expliquer sur leur nature. Le bord interne court assez régulièrement d'une extrémité à l'autre et est modérément convexe; souvent il est crénelé ou chargé de boursouflures à contours arrondis, FIG. **14**.

Quant au système transversal, il est représenté par des cordons multiples presque aussi minces à leur naissance qu'à leur extrémité. Ces cordons sont le plus souvent dispersés sur une grande étendue et en plus grand nombre dans la moitié antérieure du fuseau, FIG. **14**; ils sont de plus en relation intime avec le tissu de soutien dont la dissociation enlève souvent des lambeaux, plus fréquemment du moins que dans les autres parties du corps.

La FIG. **15** suggère une dernière remarque sur les fibres de l'extrémité céphalique. Il n'est pas rare d'observer dans les fibres de cette région du corps un manque de symétrie par rapport au noyau, qui, au lieu de partager la longueur du fuseau en deux parties égales, se rapproche de la partie antérieure de la cellule. Ce décentrage paraît lié à la présence des franges sur le bord externe; il confirme la loi généralement admise que le noyau d'une cellule se rapproche toujours de la région de plus grande activité métabolique (cas de la situation par rapport aux panses) ou dynamique (cas actuel).

e. *Fibres de l'extrémité caudale.* — Il serait trop long d'entreprendre la description de toutes les fibres caudales. Il y en a trois cependant qui méritent une mention spéciale : ce sont celles qui s'insèrent tout à fait à l'extrémité du corps de l'*Ascaris* ♀ et que l'on peut à cause de cela désigner sous le nom de fibres terminales. Les premières données morphologiques sur ces éléments sont dues à Bütschli (74) et à Rohde (85). Voici en quels termes le premier de ces auteurs décrit les deux fibres ventrales : „ ... Auf der Bauchseite hingegen bemerkt man nur mitten zwischen der Bauch- und Seitenlinie je eine ansehnliche grosse Muskelzelle die sich nach hinten bis in die Schwanzspitze verfolgen lässt. Eigenthümliche faserartige Fortsätze, welche sich von dieser Zelle nach der Bauchlinie begeben, vermag ich nicht zu deuten " (op. cit. p. 97).

Quant à Rohde, c'est en passant, et pour comparer la musculature terminale dans les deux sexes, qu'il mentionne la fibre dorsale. Sa description, fort courte, est cependant très précise : „ Auch beim ♀ ist in dieser Gegend die dorsale Muskulatur schon sehr entwickelt; bei dieser fällt ein quer von der einen Seite zur anderen ziehender Muskel sogleich in die Augen, welcher in der Mitte nach vorn zu allmählich dünner wird, bis es hier schliesslich ganz zerreist und sich jederseits zu dem am meisten lateral gelegenen Längsmuskel umbildet " (op. cit. p. 19).

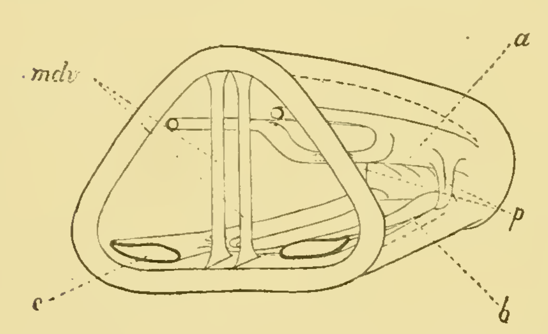


Fig. 1*t*. Extrémité du corps d'*Ascaris megalocephala* ♀. Représentation schématique des fibres terminales.

a, fibre dorsale; *b*, *c*, fibres ventrales; *mdv*, fibres postérieures des muscles dorso-ventraux; *p*, prolongements dorso-ventraux de la fibre dorsale (piliers).

Les recherches de Voltzenlogel (02) confirment les observations de Bütschli et de Rohde, mais n'y ajoutent aucun détail notable. Il convient cependant de compléter les données de ces deux auteurs et de mettre en lumière plusieurs particularités intéressantes qui leur ont échappé.

Le schéma ci-contre, fig. 1*t*, représente la portion terminale de l'*A. megalocephala* ♀. On y voit représentées les trois cellules dont il est question : la cellule dorsale, *a*, les deux cellules ventrales, *b*, *c*.

La cellule dorsale, *a*, a la forme d'un pont jeté en travers de la cavité du corps et réunissant les deux parois latérales. Le tablier de ce pont n'est

libre que d'un côté; de l'autre il est fortement fixé à la cuticule. Il s'est affaissé dans le sens dorso-ventral pour faire place aux fibres dorsales qui s'insèrent dans cette région. Les deux extrémités du tablier sont supportées par deux piliers robustes, *p*, qui descendent verticalement sur la paroi ventrale, où ils se fixent tout contre le bord externe des fibres ventrales, *b*, *c*, FIG. 16.

La structure nettement contractile de ces deux piliers suffirait à elle seule à les faire considérer comme des muscles dorso-ventraux; la dépression observée dans la cuticule à l'endroit de leur insertion achève de faire connaitre leur véritable nature.

C'est sur le bord libre du tablier, à égale distance de ses deux extrémités latérales, que se trouve le noyau, FIG. 17. A cet endroit, l'écorce contractile, qui recouvre sur les deux faces toute la partie postérieure de la fibre, est très mince; quelquefois même elle fait complètement défaut du côté ventral. Il est presque superflu d'ajouter que le noyau lui-même est comprimé dans le sens dorso-ventral.

Enfin, des bords latéraux de cette étrange cellule partent deux prolongements qui longent les parois du corps jusqu'au niveau de l'anus, où ils se terminent.

A cette fibre, étrange en vérité, non seulement par les dimensions, la forme et les rapports, mais encore et surtout par le fait qu'elle réunit les caractères de la fibre pariétale et, par ses prolongements dorso-ventraux, ceux de la fibre spéciale, s'applique d'une façon particulière la remarque faite au début de ce travail sur les fibres des extrémités. Il est difficile d'y reconnaitre les trois parties constitutives de la fibre pariétale ordinaire : le fuseau, la panse et le bras. Par sa division en deux parties et sa forme aplatie dans sa portion terminale, le fuseau de la cellule dorsale n'a son correspondant dans aucune autre fibre. La panse, on peut le dire, n'existe pas, puisque partout l'écorce contractile enserre le cytoplasme non différencié, sauf, peut-être, à l'endroit le plus mince de la cellule, en avant du noyau. Quant au bras, il nous a été impossible de le découvrir dans la plupart des cas. Une seule préparation nous a montré un prolongement protoplasmique que l'on pourrait appeler de ce nom. Ce bras était situé sur la face dorsale de la cellule, près de son bord libre et un peu sur le côté; il se dirigeait obliquement en avant et, après s'être frayé un chemin au milieu des autres fibres de la région, allait s'insérer sur la sous-cuticule.

La marche des cellules ventrales, *b* et *c*, n'est pas moins intéressante

à suivre. Elles sont fixées, comme la fibre dorsale, à l'extrémité du corps et courent presque parallèlement le long de la paroi ventrale jusqu'au niveau où s'insèrent les dernières fibres des muscles dorso-ventraux, *mdv*. C'est à cet endroit que se trouve leur noyau, ainsi que leur système transversal, FIG. 18. A partir de ce moment, elles tendent à s'éloigner l'une de l'autre. La présence de l'extrémité du tube digestif les oblige à remonter lentement le long des parois. Elles deviennent alors franchement latérales. Accolées au côté ventral des bourrelets latéraux, elles suivent ces derniers jusqu'au niveau du sphincter intestinal. C'est là que se trouve leur point d'attache antérieur. Tout ce trajet s'est effectué dans des conditions spéciales qu'il est bon de noter au passage. Les bourrelets latéraux d'une part et la ligne ventrale d'autre part sont terminés dans la région rétro-anale par des épaississements très remarquables de la sous-cuticule, dont ils ne sont après tout que des modifications. La cavité générale est donc réduite dans cette partie du corps, et l'espace désigné ailleurs sous le nom de champ musculaire, peu étendu. Sur la majeure partie de leur trajet, les fibres ventrales occupent seules l'intervalle compris entre la ligne ventrale et les bourrelets latéraux, et cependant on peut dire qu'elles n'ont guère de rapports avec la cavité générale. Elles sont en effet logées dans un sillon profond, FIG. 17, dont les bords se rapprochent de plus en plus et finissent par se toucher, FIG. 18. Pour atteindre le milieu de la paroi ventrale, leurs bras sont obligés de pénétrer dans la sous-cuticule qui, en définitive, les recouvre entièrement, FIG. 18. ROHDE (85, fig. 8) a représenté cette disposition des bras dans un dessin ; mais il n'attribue pas au prolongement sous-cuticulaire la signification d'un bras et de plus son dessin même ne semble pas tout à fait conforme à la réalité. Le bras de l'une des fibres traverse complètement le bourrelet médian et se prolonge jusqu'au niveau de l'autre fibre, au-dessous de laquelle il s'insère sur la sous-cuticule. Une erreur n'a-t-elle pas été commise dans l'interprétation de la coupe, ou tout au moins dans l'exécution du dessin?

Quant aux autres fibres de l'extrémité caudale, elles n'offrent pas d'autre particularité intéressante que la forme irrégulière de leur fuseau ; on en dira quelques mots tout à l'heure en parlant de la disposition générale des fibres musculaires. Leur panse est quelquefois réduite, le plus souvent très comprimée. Leur contact avec la ligne médiane s'opère par l'entremise d'un bras assez court en général.

Enfin, et cette remarque s'applique cette fois à toutes les fibres de la région terminale, des franges de fibrilles et des fragments de sous-cuticule

s'observent, ici comme dans la région céphalique, sur le bord externe des fuseaux étalés mécaniquement, mais dans la partie postérieure seule, et dirigés obliquement en arrière, FIG. 19.

B. Disposition.

On sait que les fuseaux, généralement très aplatis, sont juxtaposés longitudinalement comme les feuillets d'un livre. L'ensemble forme une sorte de doublure de la paroi du corps, partagée dans le sens de la longueur en quatre bandes ou *champs musculaires*. Un champ est formé d'une seule assise de cellules. On dirait, il est vrai, à l'examen d'une coupe transversale, qu'il existe des superpositions, mais en réalité la superposition a lieu pour des parties, non pour la totalité des fuseaux. Nous reviendrons sur ces apparences en exposant les rapports des fibres musculaires avec les parois du corps; pour le moment nous nous contenterons d'indiquer au passage un cas plus spécial reproduit dans les FIG. 20 à 22.

Ici encore il faut mentionner ROHDE (85), à qui revient l'honneur d'avoir le premier signalé et représenté cette curieuse disposition des fibres. Il s'agit d'un refoulement, d'une sorte d'invagination longitudinale du fuseau qui lui permet de chevaucher sur les cellules voisines. C'est là un caractère tout exceptionnel sans doute, mais qui se présente assez fréquemment et offre un réel intérêt cytologique en tant qu'il témoigne de la plasticité de la fibre, ou du moins de l'aptitude qu'elle présente au cours de son développement à se mouler sur les corps voisins. La FIG. 20 montre deux exemples de cette déformation, telle qu'on l'observe le plus souvent, surtout dans les fibres irrégulières de la région rétro-anale. La cellule c_1, d'ailleurs remarquable par sa panse trilobée, se moule par son bord externe sur la cellule c_2. Une troisième cellule c_3 embrasse lâchement un des plis déterminés dans c_1 par la déformation.

La modification à peine indiquée dans les cas précédents s'exagère dans les fibres représentées en coupe par les FIG. 21 et 22. Le fuseau forme ici une ou plusieurs gouttières dans lesquelles sont logées jusqu'à huit cellules, FIG. 22.

C'est un cas de ce genre qu'a représenté ROHDE; mais l'interprétation qu'il en donne est inadmissible (85, p. 21 et légende de la fig. 13). Pour lui l'invagination longitudinale du fuseau annoncerait une prochaine division de toute la cellule. Il est aisé de se rendre compte par l'observation des coupes successives que le noyau de la fibre musculaire n'est en aucune sorte intéressé par cette modification purement morphologique.

En dehors de ces cas exceptionnels, la disposition des fibres est des plus régulières. Les séries linéaires de cellules obtenues par les dissociations mécaniques sont l'expression d'un fait absolument général : les cellules d'une même file sont régulièrement placées en retrait les unes à côté des autres, de telle sorte que la première dépasse la seconde de la quantité dont celle-ci dépasse la troisième. La FIG. 23 donne un exemple de cette disposition emprunté aux fibres *intermédiaires*. Faut-il voir dans ces retraits l'indice d'un arrangement des cellules en séries diagonales, ou mieux hélicoïdales? C'est probable. LEUCKART (76) considère même ces séries comme donnant la véritable direction suivant laquelle s'exerce la contraction. Il est bon de remarquer cependant que chez les *Ascaris*, dont les champs musculaires contiennent des centaines de fibres, l'inclinaison de chacun de ces éléments par rapport à l'axe du corps est assez petite pour qu'on puisse la considérer comme nulle. La musculature est donc presque rigoureusement longitudinale.

C. Structure.

a. *Noyau.* — Il y a peu de chose à dire sur le noyau de la cellule musculaire. Sa taille est petite comparée à celle de la fibre. Il est tantôt sphérique, tantôt allongé dans le sens du fuseau. D'ordinaire il contient plusieurs nucléoles. Il serait superflu de mentionner cette circonstance si HESSE (92), comparant la cellule nerveuse à celle des autres tissus de l'*Ascaris megalocephala*, n'avait pas laissé entendre que, la plupart du temps, le noyau des unes et des autres ne possédait qu'un seul nucléole. BILEK (09) affirme avec une certaine insistance que le noyau garde toute son indépendance vis-à-vis du réseau protoplasmique qui entoure sa membrane; nous devons avouer que nos observations personnelles nous inclinent plutôt vers l'opinion contraire. En tout cas, on ne peut s'empêcher de trouver trop absolue l'assertion de cet auteur, si l'on se souvient que, pour toute une école de cytologie, la membrane nucléaire est, au moins partiellement, le résultat d'une différenciation du cytoplasme.

On a parlé plus haut de la place occupée par le noyau dans la cellule. A ces considérations générales il faudrait ajouter les remarques suggérées par l'étude des différentes espèces d'*Ascaris*. C'est ainsi que l'on observe chez l'*A. mystax* une tendance du noyau à s'éloigner des bords du fuseau et à s'enfoncer dans l'intérieur de la panse.

b. *Cytoplasme.* — Ce qui frappe surtout l'observateur, quand il a sous les yeux une fibre isolée, c'est assurément la striation longitudinale localisée sur le fuseau, qui forme contraste avec l'aspect de la panse et des bras. Sur les coupes, FIG. 20-22, le fuseau présente une partie corticale dense, brillante, striée radialement et une partie intérieure en continuité avec le système transversal, moins dense, plus claire, réticulée ou d'apparence granuleuse dans le fuseau et dans la panse, plus ou moins fibrillaire dans les bras, mais jamais striée, quoi qu'en disent certains auteurs, tels que LEUCKART et après lui VOGT et YUNG.

Ces deux substances représentent respectivement le cytoplasme différencié ou musculaire et le cytoplasme ordinaire. Appelons le premier, substance contractile et le second, substance non contractile. Quelques mots sur la structure de chacune d'elles avant de parler de leurs rapports.

α. STRUCTURE DES DEUX SUBSTANCES. — La substance *contractile* est localisée à la périphérie du fuseau sous la forme de bandes longitudinales dont l'ensemble forme l'*écorce contractile*. APATHY (93, 94) a mis en lumière la structure fibrillaire des bandes. Nous ne croyons pas cependant que la fibrille contractile de cet auteur soit une unité indépendante. Les coupes longitudinales, FIG. 24 et 25, tendent plutôt à faire envisager la bande comme un assemblage de cordons réductibles eux-mêmes à un réticulum très serré et à mailles très longues, dont les trabécules sont surtout visibles dans le sens longitudinal; ce sont ces trabécules qui constituent les fibres d'APATHY.

On connaît l'aspect général présenté par les bandes dans les coupes transversales. Sur le bord externe de la fibre, leur section affecte ordinairement la forme d'un coin dont le sommet est tourné vers l'intérieur de la cellule. Plus haut, elle devient sensiblement rectangulaire. A la hauteur du noyau enfin, elle affecte les formes les plus variées, et l'on trouve à ce niveau tous les intermédiaires entre l'image régulière rectangulaire et l'image réticulée ou même punctiforme.

Cette belle ordonnance, toutefois, si propice aux représentations schématiques de la fibre musculaire, cesse d'exister quand, à l'aide d'objectifs puissants, on essaie de se rendre compte de la constitution des bandes.

La FIG. 26 représente la partie moyenne d'une section transversale de fibre intermédiaire. On y voit rangées sur deux files les bandes contractiles coupées transversalement. Ces coupes se ressemblent fort peu. Les unes

sont isolées, les autres accolées deux à deux ou réunies par un pont tantôt interne, tantôt externe, quelquefois médian [1].

Au voisinage de la membrane cellulaire, la substance contractile est plus dense, on la dirait presque homogène; vers l'intérieur, au contraire, ses éléments semblent clairsemés et forment en réalité un réseau beaucoup plus lâche.

Toutes les fois que les éléments de la bande contractile sont suffisamment serrés les uns contre les autres pour constituer des cordons en forme de faisceaux, on distingue dans l'axe de ceux-ci, à condition toutefois que la décoloration n'ait pas été poussée trop loin, un détail de structure affectant la forme d'un filament ou d'un point, suivant que l'on examine le cordon tout entier, FIG. **24**, **25**, ou seulement une section, FIG. **26**. Nous croyons pouvoir affirmer que ce filament n'est pas autre chose qu'une trabécule du cytoréticulum entourée de fibrilles contractiles. L'hématoxyline, en effet, le colore en noir comme le cytoréticulum différencié en fibrilles de soutien, et dans les conditions d'observation les plus favorables [2], on peut le voir se détacher du réseau qui remplit les entre-bandes, FIG. **25**, **26**, pénétrer dans la substance contractile et là s'orienter invariablement dans le sens du fuseau, FIG. **24**, **25**. On l'aperçoit alors, se dessinant sur le fond clair des bandes, sous la forme d'un tortillon à bords parallèles et lisses dans les coupes longitudinales, FIG. **24**, ou sous la forme d'un point dans les coupes transversales, FIG. **26**.

Telle est bien l'image obtenue par K. SCHNEIDER, représentée par lui une première fois à la page 329 de son *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere* (02) et reproduite dans l'*Histologisches Praktikum der Tiere* (08) à la page 239.

Nous donnons ici, FIG. *2t*, la reproduction de cette figure. Il suffit de

---

(1) APATHY (94) a fait remarquer que, dans les vues à plat du fuseau coloré en masse, on distinguait le long de l'écorce des lignes sombres alternant avec des lignes plus claires; les unes et les autres, ajoute justement l'auteur, sont dues à la présence des fibrilles conductrices — nous disons trabécules du cytoréticulum — vues par transparence. L'existence des ponts de substance contractile entre les bandes donne l'explication de cette alternance. Il est clair que la portion de cytoréticulum emprisonnée entre deux bandes ne saurait être vue avec la même netteté que celle qui n'est séparée de l'extérieur que par le sarcolemme. La superposition des bandes ainsi associées deux par deux est assez fréquente pour donner à l'ensemble de la fibre l'aspect décrit par APATHY.

(2) Toutes ces observations concernant la structure fine de la fibre musculaire, de même que celles dont nous donnons le résultat dans les pages suivantes, ont été faites à l'aide de l'apochromatique ZEISS 1,30 et du condensateur BECK. Elles ont été contrôlées avec le concours bienveillant de Monsieur le professeur GRÉGOIRE, à l'aide de l'apochromatique ZEISS 1,40.

jeter un coup d'œil sur la légende explicative pour voir que l'auteur donne de la structure de la bande contractile une interprétation très différente de celle qui précède. SCHNEIDER, en effet, appelle substance d'union, „ Kittsubstanz „, ce qui constitue la substance contractile proprement dite, et fibrilles musculaires, „ Muskelfibrillen „, les filaments particulièrement colorables dont on vient de parler.

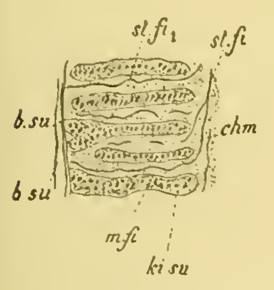


FIG. 21. *Ascaris megalocephala*. Stück eines Muskelfaserquerschnitts.
m.fi., Muskelfibrillen (zu Leisten angeordnet); *ki.su.*, Kittsubstanz; *chm.*, Chondrom; *st.fi.*, Stützfibrille; *st.fi₁.*, dgl. radial zwischen die Leisten auslaufend; *b.su.*, Bindesubstanz. (SCHNEIDER : *Histologisches Praktikum der Tiere*, p. 239.)

Dans un travail récent, GOLDSCHMIDT (09_a) donne une interprétation semblable : „ Die contractilen Leisten dagegen stellen ein Bündel feinster, in eine Grundsubstanz eingebetteter contractiler Fibrillen dar, wie ich mit APATHY gegen BÜTSCHLI sehe „ (op. cit. p. 84).

De graves difficultés, basées sur les observations faites, nous empêchent de partager cette opinion. En premier lieu, la structure nettement fibrillaire de la substance contractile s'oppose à ce qu'on la considère comme une substance d'union. De plus, à supposer même que les fibrilles musculaires des auteurs cités fussent, dans chacune des bandes, aussi nombreuses que semble l'indiquer le dessin de SCHNEIDER, il resterait encore à concilier la rareté et la faible résistance de ces éléments avec l'effet dynamique à produire.

Les filaments en question l'emportent à coup sûr par la force et le degré de colorabilité sur les autres éléments de la bande contractile; néanmoins, si on les compare à celle-ci considérée dans son ensemble, on peut affirmer en toute vérité qu'ils n'en sont que des éléments secondaires. On dira plus loin quelques mots de leur rôle supposé.

K. SCHNEIDER et GOLDSCHMIDT, il est vrai, invoquent l'autorité d'APATHY à l'appui de leur interprétation. SCHNEIDER, après avoir décrit les myofibrilles à sa manière, c'est-à-dire comme des filaments entourés d'une substance d'union, applique à ces filaments ce que dit APATHY de ses „ contractile Primitivfibrillen „. Or, il n'est pas inutile de faire remarquer que les „ Primitivfibrillen „ d'APATHY ne sont pas autre chose que la „ Kittsubstanz „ de SCHNEIDER réduite en ses éléments constitutifs. Il suffit pour s'en convaincre de parcourir les pages dans lesquelles APATHY traite de la constitution des bandes contractiles; nulle part il n'est question de myofibrilles au sens que leur donne SCHNEIDER et, qui plus est, même dans les figures

les plus complètes, on ne voit rien qui puisse leur être assimilé. On peut consulter spécialement les figures suivantes d'Apathy : (93), fig. 7 et 10; (94), fig. 3, 4, 6, 7.

K. Schneider et Apathy donnent donc de la structure de la bande contractile une interprétation fort différente. Pour ce dernier, la bande est uniquement composée de faisceaux de fibrilles contractiles associés; pour Schneider, au contraire, les fibrilles contractiles forment une partie de la bande, la substance d'union, l'autre partie. Il est clair que ces deux manières de voir diffèrent trop pour qu'il soit possible de songer à les concilier. Aussi ne voit-on pas comment Goldschmidt (04) peut se réclamer à la fois d'Apathy et de Schneider. A la suite d'un exposé de la théorie de Bütschli sur la constitution des bandes et des entre-bandes, on trouve, en effet, dans l'ouvrage cité, la phrase suivante : » Dem (à ce mode de constitution des bandes) wendet sich Apathy entgegen, indem er zeigte, dass die kontraktile Leiste aus einzelnen radiär nebeneinander gestellten Fibrillen besteht wie besonders durch Vergoldung gezeigt werden kann. Ich muss dieser Darstellung, resp. ihrer Modifikation durch K. C. Schneider zustimmen « (op. cit. p. 21).

Quant à la disposition des bandes contractiles dans le fuseau, elle a été également bien décrite par Apathy (94). On peut se reporter à la fig. 1 du mémoire indiqué. Comme le fait remarquer cet auteur, les bandes ne sont pas toutes parallèles, mais forment des groupements d'éléments parallèles entre eux. Ces groupements s'affrontent toujours très obliquement et dans les plans les plus divers.

En dehors des bandes contractiles, tout le reste du cytoplasme constitue ce que nous avons appelé la substance *non contractile.*

Le cytoréticulum en est la charpente. Bilek (09, 10) l'a montré formant autour du noyau une corbeille treillissée, » Gitterkörbchen «, d'où partent des filaments qui gagnent en se ramifiant la paroi de la cellule et s'attachent à sa membrane. Telle est, en effet, la disposition générale que l'on voit dans les coupes transversales de la fibre ou dans les coupes horizontales de la panse. Il est cependant impossible d'admettre avec l'auteur que toutes les fibrilles ainsi formées se terminent à la membrane; une distinction paraît donc nécessaire.

Le cytoréticulum, dans les coupes colorées à l'hématoxyline ferrique, se présente sous deux aspects distincts. Une portion forme autour du noyau une masse condensée et incolore d'où partent des tractus qui vont se ramifiant et s'amincissant de plus en plus à mesure qu'ils s'approchent de la

paroi à laquelle ils vont se fixer, FIG. 27. Une autre partie, en continuité de substance avec la première, est fortement colorée en noir. Les trabécules en sont formées, comme les tractus dont on vient de parler, par la réunion des éléments fibrillaires qui entourent le noyau, FIG. 27, mais elles s'en distinguent par une plus grande puissance et un degré de colorabilité plus élevé. Ce sont ces filaments qui constituent les fibrilles de soutien proprement dites. Il est nécessaire de dire quelques mots sur leur disposition dans les différentes parties de la fibre.

Dans la panse, le réseau formé par les fibrilles de soutien est parfaitement développé. Ses trabécules les plus fortes rayonnent tout autour du noyau, reliées entre elles par des anastomoses nombreuses, FIG. 27. Au voisinage de la paroi, quelques-unes des fibrilles se résolvent en éléments plus minces qui se fixent individuellement sur la membrane, en provoquant à l'endroit de leur insertion un épaississement en forme de cône dont le sommet regarde l'intérieur de la panse, FIG. 32*a*. D'autres, et c'est la majorité, s'incurvent à une distance plus ou moins grande du noyau, FIG. 27, et prennent la direction des bras ou celle du fuseau.

Dans les bras, les fibrilles de soutien apparaissent sous la forme de longs filaments à anastomoses rares au point qu'on les prendrait quelquefois pour des éléments indépendants, FIG. 28 ([1]). Ils sont le plus souvent filiformes, mais quelquefois aussi légèrement aplatis en forme de rubans, FIG. 29. Ainsi que l'a fort bien décrit BILEK (09), les mailles plus courtes et moins facilement colorables du cytoréticulum ordinaire occupent la partie centrale des bras, les fibrilles de soutien semblent au contraire localisées de préférence à la périphérie, FIG. 28, 29. Arrivées à l'extrémité du bras, les fibrilles de soutien traversent la membrane cellulaire, et c'est par leur entremise que s'opère la jonction de la fibre musculaire avec la ligne médiane. Il sera question plus loin de ce mode d'union.

La FIG. 27 montre au mieux comment se constituent les fibrilles de soutien qui pénètrent dans le fuseau. Mais à côté de celles qui dérivent directement de la zone circumnucléaire, il n'est pas rare d'en rencontrer dans les coupes qui traversent cette zone suivant une direction tangentielle au noyau et semblent provenir des bras ou de tout autre point de la panse. Ne suffit-il pas, pour expliquer leur présence, de rappeler que l'état de com-

([1]) HIRSCHLER (10, p. 642) signale une disposition concentrique des fibrilles de soutien dans la panse et leur marche presque régulière dans les prolongements, deux particularités bien visibles dans nos FIG. 34 et 28.

pression dans lequel se trouvent la plupart des fibres musculaires a dû bien souvent modifier la position respective des divers éléments du cytoréticulum, ou même occasionner des différenciations de fibrilles ordinaires en fibrilles de soutien dans un sens tout autre que le sens radiaire?

Quoi qu'il en soit, ces fibrilles tangentielles au noyau, comme celles qui en dérivent directement pénètrent entre les deux écorces contractiles et là se divisent pour former la portion du réseau qui circule dans les entre-bandes. Les rapports des substances contractile et non contractile feront l'objet du paragraphe suivant.

Un grand nombre des fibrilles de soutien traversent le sarcolemme au voisinage de la sous-cuticule et assujettissent, comme on le dira plus loin, la cellule à la cuticule [1].

Dans les mailles du cytoréticulum ainsi constitué, sont emprisonnés, baignés dans un enchylème abondant, les réserves nutritives ou les produits d'activité de la cellule. D'une manière générale, on peut dire que leur aspect dépend beaucoup de l'état fonctionnel de la fibre. A ces produits il faut rattacher, pensons-nous, des formations plus volumineuses, sans structure apparente, fortement avides de colorants nucléaires, que l'on rencontre quelquefois dans l'intérieur du fuseau.

Enfin l'étude de la structure du cytoplasme dans la fibre musculaire d'*Ascaris* nous oblige à dire un mot des éléments signalés pour la première fois par Goldschmidt (04) et désignés par lui sous le nom de « *Chromidial-apparat* ». Nous avouons simplement n'avoir pas réussi à les mettre en évidence dans nos préparations, même les meilleures.

Dans les coupes transversales ou longitudinales de l'œsophage, on rencontre des formations de ce genre (Hirschler, 10, p. 643), mais il serait nécessaire, pour les identifier, d'entreprendre une étude détaillée de la structure si complexe de cet organe, et c'eût été sortir des limites de notre sujet; nous avons préféré nous occuper exclusivement de la fibre pariétale.

---

(1) Les éléments du cytoréticulum lâche et périphérique n'étant que l'expansion des trabécules circumnucléaires (Kerntasche), il était tout indiqué de les décrire en supposant qu'ils vont de la partie centrale de la cellule à sa périphérie. Goldschmidt (09a) cependant procède différemment. A l'exemple d'Apathy, il suit la marche des filaments cytoplasmiques d'abord dans les bras, puis dans la panse et enfin dans le fuseau. Il est à remarquer que ce procédé, tout à fait rationnel pour Apathy, qui considérait les fibrilles en question comme des éléments conducteurs d'origine exogène par rapport à la cellule, cesse de l'être dès que l'on admet que ces fibrilles font partie du cytoplasme. Il est vrai que Goldschmidt ne se prononce pas sur leur origine; nous n'oserions cependant pas en conclure qu'il en fait un élément étranger à la fibre musculaire.

β. Rapports des deux substances. Les rapports généraux qu'affectent entre elles les deux substances se dégagent déjà des coupes transversales. La substance musculaire est exclusivement périphérique et forme autour du fuseau une écorce ouverte du côté du tube digestif. La substance non contractile supporte ce revêtement et fait saillie pour constituer le système transversal. Dans la forme typique de la fibre, l'écorce différenciée forme, dans la région moyenne correspondant à l'insertion du système transversal, une gouttière tubulaire; mais dans l'état de compression, qui est l'état le plus ordinaire, elle se trouve aplatie en un double feuillet, dans lequel on distingue un bord externe commun et deux bords internes. Chez l'espèce étudiée ici, ces bords sont situés d'ordinaire dans le voisinage du noyau. On a vu qu'il en était autrement dans l'*A. mystax*. De part et d'autre du système transversal, à une distance variable, les bords libres du manteau se soudent, se comportant toutefois d'une façon différente suivant que le fuseau est du type étroit et allongé ou du type large et court.

Dans le premier cas, ils restent simples et c'est le même faisceau de substance contractile qui va d'une soudure à l'autre. On dirait qu'une fente longitudinale a été pratiquée dans l'écorce du fuseau et que les lèvres de la boutonnière se sont écartées pour livrer passage au système transversal. Seulement, s'il existe des panses multiples, l'ouverture en boutonnière peut être étranglée par des rapprochements ou tout à fait interrompue par des soudures intermédiaires de ses bords. Dans les fibres à large fuseau, la partie moyenne de ce dernier est presque toujours, sinon toujours, entraînée à la suite de la panse et on voit alors la substance contractile s'allonger elle-même sous forme de lames à bords latéraux déchiquetés, dont les dentelures se projettent fréquemment sur le cytoplasme ordinaire, fig. 30. Les appendices ensiformes signalés plus haut, fig. 4, appartiennent aussi à ces bords, mais au lieu de rester en deçà des limites du protoplasme boursouflé, ils les dépassent et s'avancent librement au dehors. Ici, par conséquent, autres sont les bandes musculaires qui se réunissent aux extrémités du fuseau, autres celles qui en constituent les bords libres.

Quelques fibres des extrémités offrent dans les rapports mutuels des deux substances des particularités qu'il convient de signaler.

1. Il est fréquent de rencontrer, dans la région œsophagienne, des fibres chez lesquelles la couche contractile n'occupe qu'une partie de la largeur du fuseau, ses bords restant libres sur presque toute sa longueur. On en voit même qui, au lieu d'être comprimées latéralement, sont aplaties

contre la paroi du corps, et dans ce cas la couche corticale peut former une lame au lieu d'une gouttière. Ces particularités sont surtout fréquentes au voisinage des cordons latéraux.

2. A l'extrémité postérieure, les cas particuliers sont trop nombreux pour qu'il soit possible de les décrire tous en détail. Voici les plus remarquables :

a) Dans la partie pré-anale il existe chez le mâle deux groupes symétriques de fibres à cytoplasme invaginé, situés le long des deux bourrelets de la sous-cuticule qui avoisinent l'insertion ventrale des muscles bursaux. La FIG. 31 représente la section transversale d'une de ces fibres. A l'inverse de ce qui se passe dans les fibres ordinaires, c'est ici le cytoplasme qui est débordé par la couche contractile. La présence de ces fibres est constante dans la région indiquée, il est donc difficile de ne point leur reconnaître une signification spéciale, en relation peut-être avec le rôle des nerfs bursaux qui sont logés dans le bourrelet.

b) Dans la partie rétro-anale des deux sexes, on trouve, à côté de la forme laminaire signalée dans la région antérieure, des modifications entièrement nouvelles. L'une de celles-ci est caractérisée par le partage de la couche corticale en deux portions distinctes. A voir la masse de cytoplasme et le noyau unique séparant les deux bandes de substance contractile, on aurait facilement l'illusion de deux fibres jumelles nées d'une même cellule.

On voit par ce qui précède qu'il serait difficile de définir l'importance relative des deux substances dans la fibre musculaire. L'importance de la couche striée varie avec la position de la fibre et aussi avec son état de compression passive. Il faudrait dire pour être complet qu'elle varie avec l'âge et le sexe de l'animal. Chez les plus jeunes individus, que l'on rencontre quelquefois au milieu des adultes et dont la taille atteint 8 à 12^{cm}, la couche de substance contractile est très faible. En coupe transversale, elle offre, sous les grossissements moyens, l'aspect d'une simple doublure de la membrane, composée de gros points d'épaississement, plus ou moins allongés dans le sens radial.

Dans le ♂ enfin, toutes choses égales d'ailleurs, la substance contractile est considérablement plus développée que dans la ♀, circonstance qui, dans la technique, se manifeste par une dureté spéciale rendant difficile l'exécution des coupes minces. Le cytoplasme est alors réduit à une simple bande.

Outre les rapports généraux que l'on vient d'indiquer, il existe entre

les deux substances de la fibre une union très intime due à la pénétration du cytoréticulum dans l'intérieur du fuseau. La question a pris trop d'importance, depuis les travaux d'APATHY (94) sur les éléments conducteurs dans les fibres musculaires d'*Ascaris*, pour qu'il soit possible de ne point s'y arrêter. Voici, d'après cet auteur, comment se comportent ces éléments ou « leitenden Primitivfibrillen » à leur entrée dans le fuseau : « Ein Theil derselben bleibt in der Muskelfaser, indem sie sich in dem Zwischenraum zwischen je zwei contractilen Leisten, wohin sie in radiärer Richtung annehmen, in welcher sie als je eine scharfe Linie nicht aber als ein Filzwerk feiner Spongioplasmafaserchen, oft weit zu verfolgen sind. Der andere Theil der Primitivfibrillen setzt die Rinde der Muskelfaser in radiärer Richtung, ebenfalls einzeln zwischen je zwei contractilen Leisten, durch und tritt in die Subcuticula » (op. cit. p. 888).

GOLDSCHMIDT (04, 09_a) a montré que les fibrilles en question traversaient la sous-cuticule et se fixaient à la cuticule. Tout porte à croire qu'il en est de même pour celles qui courent dans les bras, comme on le verra tout à l'heure en traitant des rapports de la fibre avec la ligne médiane. Ce double fait indique un rôle dynamique en contradiction avec les attributions voulues par APATHY. Dès lors il n'est plus possible de considérer les « Primitivfibrillen » comme des éléments conducteurs, mais leur distribution dans l'intérieur du fuseau telle que la donne APATHY demeure exacte et on peut l'admettre à cette réserve près : la fibrille n'est pas une unité indépendante, mais seulement un élément du cytoréticulum.

Cette dépendance des fibrilles de soutien par rapport au reste du cytoplasme différencié, ressort très nettement déjà des travaux de BILEK (09); malheureusement l'auteur cité donne peu de détails sur la pénétration des fibrilles dans l'écorce contractile et, comme on le sait, n'admet pas leur passage dans la sous-cuticule. GOLDSCHMIDT (09_a) est plus complet. Il établit des points de contact entre les différentes fibrilles; seules les idées qu'il professe avec BÜTSCHLI (92) sur la structure alvéolaire du cytoplasme, l'empêchent, croyons-nous, d'y rattacher ces éléments. Il décrit, avec un grand luxe de détails la manière d'être des fibrilles dans l'intérieur du fuseau, mais les dessins dont il appuie son exposé ont le tort, à notre avis, de ne pas être assez objectifs. Dans aucune de nos préparations, en effet, nous n'avons rencontré cette régularité d'allures que présentent les fibrilles non seulement dans les schémas, mais même dans les dessins de GOLDSCHMIDT. La réalité nous paraît beaucoup plus simple et, pour la rendre, l'idée du

réseau tout à fait suffisante. Nous rappelons de nouveau les FIG. 24, 25, 26. La FIG. 26 nous montre plusieurs trabécules du cytoréticulum différenciées en fibrilles de soutien descendant vers la sous-cuticule en suivant l'espace libre qui sépare les deux écorces contractiles. Leur marche est sinueuse et s'effectue sans ordre apparent. Si l'on suit la plus intensément colorée, on la voit, au niveau de la cinquième bande, s'engager sous une trabécule transversale, puis disparaître dans un autre plan de la coupe.

La trabécule transversale n'est ni plus forte ni plus faible que celle dont on vient de parler; elle lui est semblable.

Une trabécule puissante, dont le rasoir n'a intéressé que la courbure initiale, se détache de son bord supérieur. Au-dessous, au contraire, on peut suivre la marche flexueuse de deux ramifications dont l'une pénètre au bas de la figure entre deux bandes contractiles.

Il est donc difficile de donner une règle générale pour la marche des fibrilles de soutien dans la partie non contractile du fuseau; la difficulté n'est pas moindre quand il s'agit de décrire leur manière d'être dans les entre-bandes. Dans la FIG. 26 le plan supérieur seul de la coupe a été représenté. On y voit des points, des tronçons de filaments orientés d'une façon quelconque et situés parfois dans l'intérieur des bandes, le plus souvent dans l'intervalle qui les sépare. En haut de la figure, du côté gauche, on aperçoit même une bande traversée de part en part par un de ces tronçons.

Or, si l'on fait les coupes optiques, on reconnaît facilement que ces divers éléments font partie d'un réseau dont les mailles relativement courtes ont été sectionnées tantôt au voisinage des nœuds, tantôt vers le milieu des trabécules. La section perpendiculaire des trabécules donne pour image un point, leur section oblique, un tronçon de filament.

La légitimité de cette interprétation est confirmée par les FIG. 24, 25.

La FIG. 24 a été obtenue en pratiquant une coupe tangentielle au corps de l'animal, à la base d'un champ musculaire. Les fibres ont donc été coupées parallèlement aux plats des bandes contractiles. La marche des fibrilles de soutien est bien celle précédemment décrite. On remarque peu de trabécules transversales, preuve que les pénétrations à angle droit sont plutôt l'exception; les filaments longitudinaux sont au contraire très nombreux. Ces proportions subsistent si, au lieu d'une mince portion de bande, on examine de la même manière une bande ayant toute son épaisseur.

Non moins suggestive est la FIG. 25 obtenue dans une coupe sagittale

d'un champ musculaire. L'écorce contractile est vue de côté. En dehors des bandes la marche des fibrilles de soutien est quelconque. Les sections transversales de trabécules y sont rares, les éléments longitudinaux sont les plus nombreux : deux points qui confirment les données de la figure précédente. Mais. de plus, cette figure révèle une particularité nouvelle : c'est le fait de la compénétration des éléments contractiles et des éléments non contractiles. On y voit, en effet, beaucoup de trabécules appartenant au réseau de soutien traverser l'épaisseur des bandes et réunir ainsi deux parties du cytoréticulum différencié que l'on aurait pu croire indépendantes. D'autres trabécules pénètrent aussi dans les bandes, mais au lieu de les traverser, elles restent comme emprisonnées dans les faisceaux de substance contractile et gardent l'orientation longitudinale qui leur est donnée.

Telle est en quelques mots la structure du cytoplasme dans la fibre musculaire d'*Ascaris*; il sera bon de terminer cet exposé par quelques conclusions.

1. La première conclusion s'impose d'elle-même; elle a rapport à la structure du cytoplasme et semble presque superflue après ce qui vient d'être dit. La structure du cytoplasme, dans les coupes colorées à l'hématoxyline ferrique, est nettement réticulaire. Rien, dans les préparations des pièces les mieux fixées, ne justifie l'interprétation de Bütschli (92) ni même celle de Goldschmidt (04, 09_a) ou de Hirschler (10) concernant la structure de la cellule musculaire. Tout confirme au contraire l'opinion récemment émise par Bilek (09, p. 228) : en dehors des éléments du cytoréticulum, on ne trouve dans la panse que du « sarcoplasme » homogène.

2. Dans l'écorce contractile les deux substances présentent également une structure réticulée. Leur compénétration mutuelle et la rectification dans le sens longitudinal des éléments non contractiles permettent de présumer le rôle que jouent ces derniers dans le mécanisme de la contraction et de l'extension de la fibre musculaire. Les filaments colorables décrits dans l'intérieur des bandes, rectilignes et tendues au moment de l'extension, se mettent passivement en spirale quand survient la contraction. Leur raison d'être, semble-t-il, est d'empêcher la fibre de se rompre dans les cas d'extension forcée.

3. Le cytoréticulum non différencié en fibrilles de soutien est faiblement représenté à l'intérieur du fuseau. On peut se demander si la substance contractile, dont la structure fibrillaire ne peut être mise en doute, n'est pas son équivalent. Ces deux éléments sont également rebelles à l'action

des colorants, et cette particularité même est un obstacle à l'étude de leurs rapports.

c. *Membrane.* — La fibre musculaire est entourée d'une membrane. Cette assertion peut paraître étrange, elle n'est pas superflue. Voici en effet une phrase de Rohde (92) dans laquelle son existence n'est pas seulement mise en doute, mais positivement niée. « Ein Sarkolemma besitzen die Muskelzellen nicht. Sie werden nur umhüllt von dem die Leibeshöhle allenthalben durchsetzenden faserigen Bindegewebe, was Schneider [1] zuerst beobachtet hat » (op. cit. p. 80). Or, cette opinion n'est pas spéciale à Schneider; c'est aussi celle de Leuckart (76), qui décrit également un tissu conjonctif intermusculaire, sorte de pellicule anhiste, continue ou fenêtrée, qui revêt les cellules et leurs prolongements, sans dire cependant si elle constitue la totalité de la membrane ou seulement une partie. Ápathy (93) complète les données des auteurs précédents et prouve l'existence d'une seconde membrane formée d'éléments qu'il considère comme des muscles interstitiels. Quant à la première, qu'il appelle membrane interstitielle et dont la nature et l'origine lui sont, dit-il, inconnues, elle est étendue sur toutes les panses et tous les viscères et s'insinue même entre les muscles jusqu'à la sous-cuticule. Apathy cependant ne reconnaît pas plus que ses prédécesseurs l'existence d'un sarcolemme au sens propre du mot.

D'aussi puissants témoignages, on le pense bien, durent exercer une influence sur l'opinion des auteurs qui suivirent. Le fait est que plusieurs d'entre eux, ayant à parler de la fibre musculaire de l'*Ascaris*, esquivent simplement la question du sarcolemme, ou même, comme le cas se présente pour quelques auteurs de traités généraux, représentent la cellule sans membrane le long de l'écorce contractile. On peut se reporter à la fig. 2*l*; à la place de la membrane cellulaire, K. C. Schneider signale une « Bindesubstanz » dont le rôle est évidemment d'unir entre elles les diverses fibres. La fig. 188 de cet auteur, voisine de celle ici reproduite, n'est pas moins significative.

Il n'est donc pas inutile d'affirmer l'existence d'un sarcolemme distinct de toute formation interstitielle. Le mérite de cette affirmation devrait revenir tout entier à Bütschli (92) qui a parfaitement vu la membrane et l'a représentée exactement dans les fig. 3, 4 et 5 de l'ouvrage indiqué. On

---

(1) *Ueber das Sarkolemma;* Zool. Beitr., Bd. 11, 2. H.

peut se reporter à ces figures, on y verra le sarcolemme rendu par une simple ligne séparée des bandes contractiles par un court intervalle et reliée de loin en loin à l'écorce proprement dite par de minces tractus à peine colorés. La FIG. 32 du présent mémoire, où sont représentées deux portions de membrane empruntées l'une à la paroi d'une panse, *a*, l'autre à celle d'un fuseau, *b*, confirme l'exactitude des dessins de BÜTSCHLI. Il nous est malheureusement impossible d'admettre avec cet auteur que les tractus d'union sont uniquement le résultat de l'accolement d'alvéoles. Il s'agit bien là de trabécules réticulaires.

La membrane est recouverte en plusieurs endroits d'un tissu de soutien (membrane interstitielle des auteurs); mais la présence de ce tissu entre les fibres jusqu'au voisinage de la sous-cuticule est plutôt l'exception que la règle générale. Dans la plupart des cas, on ne trouve entre les fuseaux que les sarcolemmes adossés.

Le sarcolemme fait tout le tour de la cellule et sépare son bord externe de la sous-cuticule.

D. Rapports.

a. *Rapports des fibres musculaires entre elles.* — Les fuseaux sont juxtaposés de manière à se comprimer mutuellement. La dissociation mécanique révèle l'existence entre eux d'attaches nécessaires d'ailleurs pour permettre aux fibres de résister aux contractions violentes. Afin de découvrir la nature de ces adhérences, des coupes tangentielles ont été pratiquées sur des individus préalablement ouverts et étalés sur un morceau de liége avant d'être fixés. Il a été constaté qu'à toutes les hauteurs il existait des ponts de substance contractile entre les fuseaux, unissant chaque fibre à plusieurs de ses voisines. La FIG. 33 représente cette disposition chez l'*A. lumbricoïdes.* Faut-il conclure de là que tous les appendices du genre de ceux visibles dans la FIG. 4 ne sont que le résultat de déchirures de ponts intercellulaires ? Il est difficile de l'admettre. Outre qu'une déchirure ne se produirait ni avec des caractères comparables, dans les diverses fibres, ni pour la même fibre avec la symétrie approchée que nos figures laissent reconnaitre, on peut dans certains cas suivre le contour d'une fibre donnée *in situ* et constater qu'il est bien tel que l'indique le dessin. Il suffit pour cela d'examiner à plat un tronçon de ruban isolé par la dissociation, celui que représente la FIG. 23 par exemple et l'on verra la ligne de suture de deux fibres voisines se présenter sous la forme déchi-

quetée que nous avons décrite. Dans un de ces rubans, auquel a été emprunté la FIG. 4, on trouve, à côté de la cellule dessinée, une fibre offrant un tractus analogue à celui qui a été signalé et semblablement placé. De ces faits, une conclusion d'une portée plus générale, relative au mode de croissance de la bande contractile, se dégage : il paraît difficile d'expliquer les saillies que font hors de la cellule les éléments de la substance contractile sans admettre qu'ils gardent, dans leur développement, une certaine autonomie.

Les panses se développent côte à côte, en s'enchevêtrant quelquefois et, en général, sans se comprimer. Il faut attribuer ce fait à ce que, tout en étant en nombre au moins égal à celui des fuseaux, elles n'occupent, considérées séparément, qu'une très petite partie de la longueur du fuseau qui les porte; d'autres panses peuvent donc bénéficier de la place laissée libre, à la seule condition d'occuper un niveau différent. Mais si elles conservent une plus grande indépendance à ce point de vue, elles montrent d'autre part une tendance très marquée à se réunir les unes aux autres par des cordons ou des ponts anastomotiques. Les FIG. 11, 34, 39 mettent sous les yeux quelques exemples de ce mode d'union. Les cordons peuvent associer soit deux cellules voisines, soit deux cellules éloignées, soit même des cellules appartenant à des champs voisins.

Dans ces anastomoses, les cordons d'union se comportent de la même manière par rapport aux deux cellules : le passage dans la panse se fait par un élargissement brusque ou ménagé et les trabécules fibrillaires que l'on remarque dans la trame cytoplasmique s'épanouissent également de part et d'autre. Quelquefois on remarque à l'insertion une sorte de dépression annulaire qui lui donne un aspect ombiliqué.

Il existe entre les bras des différentes fibres des liaisons analogues à celles que présentent les panses. Elles ont lieu au voisinage de la ligne médiane, ainsi qu'on le dira tout à l'heure.

b. *Rapports des fibres musculaires avec la paroi du corps.* — Il a été remarqué plus haut, d'une manière très générale, que chaque fuseau est en rapport par son bord postérieur avec la sous-cuticule. Il importe maintenant de préciser la nature de ces rapports. Le résultat de nos observations peut se formuler de la façon suivante : la fibre musculaire n'est pas en contact sur toute sa longueur avec la sous-cuticule, mais elle est attachée sur toute sa longueur à la cuticule.

1. Le bord externe de la fibre musculaire n'est pas en contact sur

toute sa longueur avec la sous-cuticule. En effet, en décrivant la forme des fibres, on a signalé dans le fuseau des sinuosités dont quelques-unes peuvent être accidentelles et provenir d'un simple plissement de la couche musculaire, mais dont plusieurs sont évidemment normales. Tel est le cas en particulier des sinuosités qui correspondent à l'insertion du système transversal, FIG. 4, 12, 23. Sans prétendre formuler une loi générale, on peut dire que rarement les coupes transversales conduites par le noyau montrent le bord externe adossé à la sous-cuticule. Le vide laissé par le retrait est occupé par les fuseaux voisins qui sont ainsi déviés de leur direction primitive. A la suite de cette déviation, leur section peut se trouver placée, dans les coupes transversales d'un champ musculaire, exactement au-dessus de la section d'une autre fibre; l'on a ainsi l'explication des superpositions apparentes dont il a été question plus haut, FIG. 35.

Il est également très fréquent de rencontrer des fibres dont l'extrémité fusoriale abandonne la sous-cuticule pour se porter vers l'intérieur. Les dissociations en fournissent plus d'un exemple, FIG. 23, aussi bien que les coupes transversales, FIG. 36. Des images comme cette dernière, où l'extrémité de la fibre se reconnait à la petitesse de son contour, montrent que les sinuosités terminales observées dans les dissociations ne sont pas toutes accidentelles.

En dehors des cas indiqués, la fibre musculaire est en contact avec la sous-cuticule, ou, pour mieux dire, elle y est implantée. La tranche de la fibre est reçue dans un sillon longitudinal, comme le montrent fort bien les coupes transversales, où l'on voit toujours la sous-cuticule limitée intérieurement par un contour à ondulations serrées qui se moulent sur les muscles en pénétrant dans les entre-deux, FIG. 21, 22, 35, 36, 37.

2. Le bord externe de la fibre est attaché sur toute sa longueur à la cuticule. C'est à LEUCKART (76) que sont dues les premières indications sur ce genre de rapports entre deux formations anatomiques de nature si diverse; voici le texte dont il est question : « Auf guten Längsschnitten überzeugt man sich übrigens davon, dass auch die gewöhnlichen Längsfasern an ihrem Aussenrande zahlreiche feine Fibrillen zur Befestigung mit den äusseren Körperhüllen abgeben » (op. cit. p. 40, en note). On se demande comment une affirmation de ce genre n'a pas attiré l'attention des chercheurs. Peut-être faut-il l'attribuer simplement à ce que la cuticule n'est pas suffisamment désignée par ces derniers mots : « mit den äusseren Körperhüllen ». Toujours est-il que les auteurs qui viennent après LEUCKART

semblent ignorer le résultat de ces premières recherches, car ils n'en font pas mention, même quand un des buts de leur travail est d'éclaircir ce point spécial. LEYDIG (85) parle de la pénétration des franges dans la sous-cuticule; ROHDE (92) va plus loin, il cite le texte de LEUCKART, en fait la critique, mais dans toutes ses descriptions il n'est question que des « fibrilles sous-cuticulaires » qui pénètrent dans la fibre musculaire ou qui en sortent, sans aucune allusion à leur point d'attache. APATHY (94) étudie le trajet des fibrilles primitives conductrices à leur sortie de la cellule, mais lui non plus ne songe à pousser plus loin ses observations. Ce n'est que longtemps plus tard que GOLDSCHMIDT (04) reprendra l'idée de LEUCKART pour la préciser et la formuler en ces termes : « Eine Ascaris-Muskelfaser zeigt nämlich in ihrer ganzen Länge Insertionen an der Cuticula » (op. cit. p. 21). Dans les derniers travaux publiés sur l'*Ascaris*, la solution de GOLDSCHMIDT a été envisagée différemment. Quelques auteurs, comme BILEK (09, p. 632, 648) par exemple, nient simplement le fait et affirment au contraire que tous les éléments de soutien de la cellule se terminent à sa paroi. Les autres, comme GLAUE (10, p. 586), n'en tiennent aucun compte et parlent de nouveau des fibrilles qui pénètrent dans la fibre, en admettant cependant leur insertion sur la cuticule. Le résultat de nos observations personnelles est d'accord sur ce point avec l'affirmation de GOLDSCHMIDT; seuls des points secondaires dans le développement de sa pensée pourraient donner lieu à quelques critiques. Sans nous y attarder, nous croyons préférable d'aborder de suite un travail plus récent du même auteur (09_a), où les rapports de la fibre avec la cuticule se trouvent décrits avec toute la précision et toute la clarté désirables. Les lignes qui suivent contiennent la substance de l'exposé de GOLDSCHMIDT (09_a, p. 92) et le complètent en y ajoutant le résultat de nos propres recherches.

Nous pensons, tout d'abord, qu'il importe de considérer séparément les fibres de la région moyenne du corps et celles des extrémités céphalique et caudale; leur mode d'insertion sur la cuticule est en effet très différent.

1. Dans la région moyenne du corps, le mode d'attache le plus général peut se schématiser de la façon suivante, FIG. 3*l*. Soient les fibres *a*, *b*, *c*, *d*, coupées transversalement; leur bord externe, seul visible, est appliqué contre la sous-cuticule, *sc*, au-dessous de laquelle on a représenté par un trait la couche interne de la cuticule, *ci*. Les fibrilles de soutien de la fibre *a*, traversent l'écorce contractile, *ec*, et pénètrent dans la sous-cuticule où elles se comportent principalement de deux manières :

Les unes, *ff'*, en descendant vers la cuticule, rencontrent des fibrilles provenant des fibres voisines, *b. c*; elles forment avec elles un faisceau presque aussitôt dissocié en éléments filiformes, qui gagnent séparément la cuticule et s'y insèrent. Comme l'a bien décrit GOLDSCHMIDT, la cuticule s'épaissit au point d'insertion de chacune des fibrilles et forme de petits cônes au sommet desquels elles sont fixées.

Quant aux autres fibrilles de soutien, *ff*, de la fibre *a*, au lieu de se rendre directement à la cuticule, elles prennent une direction oblique, presque parallèle à la paroi du corps; la plupart, en s'unissant aux fibres isolées sorties des fibres voisines, *b*, *c*, contribuent à la formation d'un réseau dont les trabécules prennent séparément contact avec la cuticule. Quelques-unes n'ont pu être observées jusqu'à leur point d'attache et semblent demeurer longtemps indépendantes; nous croyons qu'elles rentrent dans la catégorie précédente; en tout cas l'idée d'un réseau circulaire, enveloppant tout le corps de l'animal, paraît fort peu probable, car on ne trouve aucune trace de son passage à travers les bourrelets latéraux.

FIG. 3*t*. Section transversale d'un groupe de fibres musculaires chez *Ascaris megalocephala* et de la sous-cuticule correspondante. Représentation schématique.

a, b, c, d. fibres musculaires; *ct.* cuticule; *ec.* écorce contractile; *ff, ff'*, fibrilles de soutien: *sc*, sous-cuticule.

Il est clair que ces deux modes d'attache ne sont possibles qu'aux endroits où le bord externe de la fibre repose sur la sous-cuticule; ailleurs, FIG. 35, 36, la fixation des fibres se fait d'une façon quelconque. Plusieurs fibres peuvent être fixées à la cuticule par un faisceau unique formé de leurs fibrilles respectives; c'est le cas représenté par la FIG. 36, où l'on voit cinq fibres concourir à la formation d'un même faisceau de fibrilles dont on peut suivre la marche sur plusieurs coupes successives, non seulement à l'intérieur des fibres, mais encore dans la sous-cuticule. Une image de ce genre ne pourrait être interprétée dans le sens de BILEK. La FIG. 35 offre un cas plus curieux encore; le faisceau provenant d'une fibre musculaire traverse le fuseau d'une autre fibre avant d'atteindre la sous-cuticule.

A ces données générales, ajoutons quelques remarques.

Il faut noter que les fibrilles de soutien ont une tendance à s'aplatir dans le sens latéral pour traverser le sarcolemme et pénétrer dans la sous-

cuticule. Il en résulte une difficulté plus grande à observer leur sortie de la fibre dans les coupes transversales que dans les coupes longitudinales. Mais ce n'est là cependant qu'une remarque d'intérêt secondaire, insuffisante pour expliquer l'erreur de ceux qui n'admettent pas le passage des fibrilles de soutien dans la sous-cuticule. Bilek (09), pour réfuter l'opinion de Goldschmidt, invoque un déficit de technique et fait remarquer que le passage en question ne s'observe que sur les coupes très obliques. Il y a dans cette remarque un fond de vérité. Pour être tout à fait exact, il faudrait dire : la direction généralement oblique que prennent les fibrilles à la sortie de la fibre, rend difficile l'observation, dans les coupes transversales, de leur passage dans la sous-cuticule.

On a dit, en effet, que les fibrilles de soutien à leur entrée dans celle-ci s'unissaient pour former un faisceau. Or, comme le prouvent les coupes transversales et surtout les coupes sagittales, le faisceau ainsi formé est toujours aplati dans le sens antéro-postérieur et rarement perpendiculaire à la sous-cuticule. On trouvera, sans doute, une explication suffisante de cette double particularité dans le fait de la grande mobilité des fibres musculaires par rapport à la cuticule. La position des faisceaux dépend nécessairement du sens dans lequel s'exerce la contraction. Tantôt ils seront très inclinés sur la cuticule, tantôt ils lui seront presque perpendiculaires et la sous-cuticule, éminemment compressible, atteindra alors son maximum d'épaisseur. Pour pouvoir se plier à ces divers changements d'état, il est évident que le faisceau devait être plat et avoir ses points d'appui sur une ligne perpendiculaire au sens de la contraction. De plus, il est presque impossible d'obtenir un matériel fixé à l'état de parfaite extension; il ne faut donc pas s'étonner si dans les coupes transversales on rencontre rarement les faisceaux de fibrilles tout à fait perpendiculaires à la cuticule (1) et si l'observation des fibrilles à la sortie de la fibre est relativement difficile.

Quand tous les faisceaux ont été amenés par la contraction à s'incliner dans le même sens, il est impossible de pratiquer une section transversale dans un champ musculaire sans intéresser plusieurs faisceaux à la fois, mais à des niveaux différents; on obtient alors une image du genre de celle donnée par la fig. 37. Dans les coupes longitudinales, les faisceaux seront vus

(1) On peut se demander si la direction perpendiculaire est celle que prennent les faisceaux de fibrilles à l'état naturel. Dans les sections longitudinales de la région moyenne du corps, on trouve fréquemment des fibres reliées à la cuticule par deux systèmes de faisceaux, tous les deux inclinés sur la sous-cuticule, mais dans une direction opposée. Le sens dans lequel s'opère la contraction détermine donc toujours en même temps l'extension des éléments de l'un des systèmes et le relâchement de ceux du système opposé.

de côté et leur section aura nécessairement une apparence très grêle. Si enfin une coupe tangentielle est pratiquée au travers de la sous-cuticule sur le corps d'un individu préalablement ouvert et étalé, on obtiendra une image qui variera avec le niveau intéressé. La FIG. 38 donne le résultat d'une coupe pratiquée à égale distance de la cuticule et des fuseaux. Les faisceaux de fibrilles sont coupés presque tous à la même hauteur. La compression des faisceaux dans le sens antéro-postérieur est très visible, ainsi que leur insertion en éventail. La distance qui les sépare est sensiblement la même; mais on avouera cependant qu'il y a loin de cette disposition au parallélisme parfait quant à la direction et quant aux intervalles que l'on a déjà reproché à GOLDSCHMIDT.

Jusqu'ici il n'a été question que des fibrilles de soutien. Que deviennent les fibrilles contractiles au contact de la sous-cuticule? Nous avons rencontré fréquemment dans les coupes tangentielles et longitudinales, plus rarement dans les coupes transversales, des bandes contractiles s'effilochant et envoyant leurs éléments vers la cuticule, mais jamais il ne nous a été possible de suivre ces derniers jusqu'à un point d'attache. Toujours il nous a semblé qu'ils disparaissaient dans la sous-cuticule avant de l'avoir traversée. S'il en était autrement d'ailleurs, on s'expliquerait difficilement la facilité avec laquelle les fibres se détachent de la paroi du corps dans les digestions à la potasse, N'est-ce pas une preuve de plus qu'il n'y a de résistance sérieuse à la dissociation que là où intervient la substance contractile proprement dite? Les considérations qui suivent obligent à conclure dans le même sens.

2. Nous avons signalé au début de ce travail les particularités qu'offrent les fibres des régions céphalique et caudale. Décrivant celles de l'extrémité céphalique, nous avons dit qu'au lieu d'avoir le bord externe lisse, comme les fibres ordinaires, elles portaient à la partie antérieure des sortes de franges dirigées obliquement en avant. La même remarque a été faite ensuite au sujet des fibres de l'extrémité caudale. Une seule différence les distingue des précédentes : les franges y occupent la partie postérieure et sont dirigées obliquement en arrière. Les coupes longitudinales nous apprennent que les fibres de ces régions sont fixées d'une façon spéciale à la cuticule. Au lieu de courir parallèlement à la sous-cuticule, comme dans les autres parties du corps, les bandes contractiles s'incurvent à l'extrémité et pénètrent dans la sous-cuticule en accompagnant les fibrilles de soutien. Mais ici encore il est presque impossible de dire ce

que devient chacun des deux éléments. Les coupes transversales ne montrent ni bandes contractiles, ni faisceaux de fibrilles, mais un ensemble résultant de la fusion des deux, comme si ces deux éléments du cytoplasme différencié s'étaient dépouillés de leurs caractères propres pour fournir, en se fusionnant, une attache solide que l'on ne saurait mieux comparer qu'à un tendon.

Une question se pose ici tout naturellement qui complétera les données contenues dans ces deux paragraphes. Les fibrilles de soutien si nombreuses dans la sous-cuticule sont-elles toutes d'origine musculaire? Nous n'hésiterons pas à répondre qu'en dehors de quelques faisceaux de fibrilles qui parcourent sur toute leur longueur les lignes médianes et les bourrelets latéraux, les cellules qui composent les quatre champs musculaires de l'*Ascaris* fournissent sinon la totalité, du moins la majeure partie des fibrilles de soutien de la sous-cuticule [1]. Le meilleur argument que l'on peut apporter à l'appui de cette affirmation, c'est la pauvreté en éléments de ce genre des bourrelets latéraux. On y voit bien quelques fibrilles au voisinage des fibres sublatérales; mais la partie moyenne du bourrelet en est presque totalement dépourvue. Il y aurait peut-être lieu de signaler aussi l'absence de toute fibrille de soutien dans la FIG. **38** en dehors des faisceaux dont on a donné l'origine.

c. *Rapports des fibres musculaires avec les troncs nerveux.* — C'est à A. SCHNEIDER (66) que l'on doit les premières notions sur l'innervation des fibres musculaires. La formule dont il se servit pour exprimer sa pensée a eu, jusqu'à ces derniers temps, force de loi (GOLDSCHMIDT, 08, p. 119; 09_b, p. 321 ; 10, p. 298). Chez les nématodes, disait SCHNEIDER, ce ne sont point les nerfs qui vont à la rencontre des muscles, mais les muscles qui vont à la rencontre des nerfs (op. cit., p. 230). Parmi les cordons, souvent nombreux, qui forment le système transversal, il en est un, en effet, qui se distingue par sa longueur, sa grosseur plus uniforme et qui suit toujours une direction déterminée, c'est le bras d'innervation. Quelle que soit la situation de la fibre dont il fait partie, il se dirige transversalement à travers les panses — ou en rampant à la surface des viscères, quand les panses ne sont pas développées — vers la ligne médiane qui longe l'un des bords du

[1] Cette manière de voir est évidemment incompatible avec l'opinion de BILEK (09, 10) qui, considère comme étant de nature différente les fibrilles de soutien de la fibre et celles de la sous-cuticule.

champ musculaire, et sert de gaîne protectrice aux fibres nerveuses et aux cellules ganglionnaires.

Arrivés près de la ligne médiane, les bras se ramifient, se fusionnent partiellement, s'entrelacent en un plexus inextricable et se soudent sur le cordon lui-même. La ramification préalable nous a paru un fait très général; nous l'avons observée dans nos dissociations toutes les fois que nous avions des raisons de croire que nous avions isolé la fibre tout entière.

La soudure du bras sur la substance même de la ligne médiane parait indubitable aussi, puisque dans les dissociations les mieux réussies, les digitations terminales ne se montrent pas seulement déprises d'une surface de contact, mais déchirées.

Les auteurs ne s'entendent pas sur la façon dont s'opère cette soudure. Bilek (09), fidèle à sa manière de concevoir, prétend que les fibrilles de soutien qui courent à l'intérieur des bras ne traversent pas la membrane cellulaire et il représente les terminaisons des bras sous la forme d'élargissements coniques, dont la base, uniquement formée par le sarcolemme, est en contact avec la ligne médiane (op. cit., p. 648 et fig. 16).

Nous avons rencontré plusieurs fois cet aspect décrit pour la première fois par A. Schneider (66), mais nous ne croyons pas cependant qu'il soit, comme le prétend Bilek, le mode ordinaire de contact des deux formations. Jagerskiöld (94, p. 493) a signalé chez *Icthyonema pellucidum* une particularité qu'il n'est pas inutile de rappeler ici. Chez cette espèce, les prolongements transversaux des fibres musculaires ne s'insèrent pas sur toute la longueur de la ligne médiane, mais à des endroits déterminés et régulièrement espacés. Il n'en est pas ainsi chez l'*A. megalocephala*, cependant il est difficile de pratiquer beaucoup de coupes transversales à travers le corps de l'animal sans remarquer que l'affluence des bras n'est pas la même à tous les niveaux. Parfois le manchon que forment les fibrilles de soutien autour de la ligne médiane semble absolument indépendant des bras qui lui envoient de fait peu de fibrilles cytoréticulaires; à d'autres niveaux, au contraire, les fibrilles en question forment au sommet de la ligne une arborisation très riche. Cette différence d'aspect suggère une distinction. Il n'est pas impossible que parmi les digitations terminales des prolongements transversaux, quelques-unes n'aient qu'un rôle dynamique et soient uniquement destinées à assurer le contact du bras avec la ligne médiane, tandis que d'autres, peut-être une seule, sont chargées de l'innervation de toute la fibre ([1]). Le groupement des premières donnerait lieu aux arborisations

([1]) Telle est aussi la conclusion de Goldschmidt dans son dernier travail (10, p. 301).

fibrillaires, les secondes entreraient en relation avec le tronc nerveux. Quoi qu'il en soit, il nous paraît absolument impossible de nier qu'il existe une liaison très intime, pour ne pas dire une continuité, entre les fibrilles de soutien qui sortent des bras et celles qui forment manchon autour des fibres nerveuses et des autres formations de la ligne médiane. Rohde (85) signale dans une de ses figures la présence d'une cellule basale dans la ligne médiane et semble en faire dériver les fibrilles de soutien du manchon en question. Jamais nous n'avons rencontré cette cellule ; dans toutes nos préparations, au contraire, nous avons vu les fibrilles s'attacher à la cuticule comme celles qui sortent du bord externe du fuseau, et cette particularité, jointe à l'absence de tout élément nucléaire dans leur voisinage, nous a fortement incliné à leur assigner, comme aux premières, une origine musculaire.

Beaucoup plus délicate est la question de l'innervation proprement dite. Parmi les auteurs de date ancienne qui se sont occupés de ce point, Rohde (92) est certainement celui qui a donné le plus de détails. Il apporte à l'appui de son exposé un schéma et de nombreuses figures.

Avec des moyens d'investigation plus modernes, nous avons essayé de reprendre le travail de Rohde ; nous n'avons obtenu aucun résultat sérieux. Les méthodes de coloration les plus sûres pour l'histologie musculaire ou conjonctive n'ont aucune efficacité sur les éléments nerveux et, réciproquement, les procédés de coloration les moins capricieux en usage dans la neurologie ne fournissent aucune donnée précise sur les tissus étrangers au système nerveux. Or, tant que l'on n'aura pas trouvé pour ce dernier une méthode de coloration sûre, précise, dont les résultats puissent être contrôlés, complétés, dans la même préparation si c'est possible, par ceux que fournit l'hématoxyline ferrique par exemple, la question de l'innervation des fibres musculaires d'*Ascaris* restera sans solution.

C'est assez dire que nous ne reconnaissons pas comme décisifs les résultats de Deineka (08) qui, par la méthode au bleu de méthylène, a mis en évidence plusieurs particularités intéressantes du système nerveux de l'*Ascaris*, mais dont les données sur le point spécial de l'innervation des muscles sont très imparfaites. L'auteur signale l'existence entre les fuseaux de terminaisons nerveuses sensitives ; dans les coupes colorées à l'Heidenhain, il n'est pas rare de rencontrer de ces appareils terminaux enclavés entre deux sarcolemmes, fig. 26, et ce n'est certes pas un résultat médiocre d'avoir réussi à les rattacher à un tronc nerveux. Mais quand il s'agit d'éclaircir le point principal, celui de l'innervation motrice, la méthode au

bleu de méthylène est aussi insuffisante que la meilleure des méthodes histologiques.

Le fait général, constant, de la direction des bras vers les troncs nerveux prouve l'existence de rapports intimes entre ces deux éléments et ce n'est pas en donner une notion suffisante que de montrer les ramifications extérieures des troncs nerveux renfermés dans la ligne médiane, encore moins de chercher à donner au prolongement transversal la signification d'un muscle.

La simple coloration à l'hématoxyline suffit à révéler l'existence des ramifications nerveuses des troncs médians; mais, comme la méthode au bleu de méthylène, employée seule, elle est incapable d'apprendre où et comment se terminent ces ramifications dans les bras. Or, c'est précisément le point sur lequel manque la lumière.

L'année même où paraissait le travail de Deineka, Goldschmidt faisait connaître les premiers résultats de ses belles recherches sur le système nerveux d'*Ascaris*, dont la dernière partie vient de paraître dans le Festschrift de R. Hertwig. Dans une étude de cette importance, l'auteur ne pouvait négliger le point spécial dont il s'agit ici. Les figures qui se rapportent à l'innervation des muscles sont empruntées à des objets traités par le chlorure d'or (10, Taf. 18, fig. 20, 21, 22, 25). D'après Goldschmidt, ce ne sont plus les ramifications nerveuses qui pénètrent à l'intérieur des bras, mais bien les fibrilles squelettiques (de soutien) qui, par leur extrémité en forme d'ancre, s'unissent aux neurofibrilles.

Nous regrettons de ne pouvoir adhérer complètement à cette conclusion. Aux objections générales formulées plus haut contre la technique au chlorure d'or, s'ajoute une difficulté spéciale tirée de nos préparations. Nous avons, en effet, la conviction d'avoir réussi à colorer par l'hématoxyline ferrique les éléments décrits par Apathy sous le nom de « leitenden Primitivfibrillen » et par Goldschmidt sous celui de « Skelettfibrillen »; or, jamais nous n'avons pu suivre le passage d'une de ces fibrilles à travers l'enveloppe des cordons nerveux.

Par une exception signalée par Vogt et Yung, exception dont plusieurs de nos préparations peuvent confirmer l'existence, on voit certains bras dépasser la ligne médiane et se prolonger dans le champ musculaire voisin. Où trouvent-ils leur terminaison? Reviennent-ils sur eux-mêmes pour s'insérer sur la ligne médiane ou se propagent-ils jusqu'à la rencontre d'un autre cordon nerveux, nous n'avons pu le décider.

D'après ce qui précède, l'innervation par les troncs médio-ventral et

médio-dorsal est, peut-on dire, la règle pour les fibres pariétales. Mais ici encore quelques exceptions sont à signaler.

1. Il existe dans la partie antérieure du corps, en arrière de l'anneau nerveux œsophagien, des bourrelets longitudinaux de la sous-cuticule satellites des lignes latérales, dont ils ne sont séparés que par un petit nombre de cellules musculaires, FIG. 39, *lsl* ; ils servent de gaîne aux nerfs sublatéraux décrits pour la première fois par BÜTSCHLI (74, p. 84) et reçoivent les bras d'innervation de quelques fibres du champ musculaire correspondant. Ces bras, issus de cellules peu éloignées, se recourbent en fer à cheval et s'engagent entre les fuseaux musculaires pour venir se souder au bourrelet. Un cas de ce genre est figuré par ROHDE (85, p. 15), à qui l'on doit la description de ce mode d'innervation. Notre FIG. 39 est relative au même fait, avec cette particularité intéressante qu'une fibre assez voisine de la ligne sublatérale envoie son bras d'innervation vers la ligne médiane, tandis qu'une autre, plus éloignée, l'envoie, dans la direction inverse, à la ligne sublatérale. On ne peut donc pas dire sans restriction avec HESSE (92) que les muscles aillent à la recherche des nerfs par le plus court chemin (1).

2. Les muscles de l'extrémité céphalique, et sans doute aussi plusieurs fibres de l'extrémité caudale, envoient leurs bras d'innervation dans des directions particulières, déterminées par le voisinage des centres nerveux.

Cette direction est radiale pour les muscles de la région œsophagienne, et leur insertion est sur le collier nerveux, comme l'a montré A. SCHNEIDER (66).

Remarque. La signification du bras des fibres des nématodes a été comprise d'une manière très diverse à mesure que progressait la connaissance anatomique de ces vers. MEISSNER voyait dans ces bras les fibres nerveuses elles-mêmes. A. SCHNEIDER (66) fit faire un grand pas à la question en les rattachant à la cellule musculaire dont il détermina les limites; les prolongements transversaux devinrent des bras d'innervation. Dix ans plus tard, LEUCKART (76), avec une égale autorité, remettait en discussion les faits qui paraissaient acquis et attribuait aux bras une nature proprement musculaire. Ces appendices devenaient ainsi des muscles transversaux qui auraient remplacé, chez les nématodes, les muscles circulaires si communs dans les autres vers. La même idée est reprise par JOSEPH (82).

(1) D'après ROHDE (85, loc. cit.), les fibres en question posséderaient un second bras d'innervation les reliant comme les fibres ordinaires à la ligne médiane; il nous a été impossible de vérifier l'exactitude de cette affirmation.

Quelques années après, ROHDE (85) revient à l'opinion de SCHNEIDER et la confirme par de nouvelles observations.

A partir de cette époque, si le terme générique de « bras d'innervation » n'est pas employé par tous les auteurs pour désigner le prolongement transversal, le rôle conducteur de ce dernier est admis par la majorité d'entre eux. DEINEKA (08, p. 288) est le seul qui, à notre connaissance, ait manifesté une opinion contraire. Il laisse entendre, en effet, que le prolongement transversal contient des fibrilles contractiles, sans préciser d'ailleurs l'élément qu'il désigne de ce nom.

Après ce qui a été dit sur la nature et l'origine de la substance contractile, on serait mal venu, assurément, à nier simplement la possibilité du fait; mais il est bon de faire remarquer que la présence ou l'absence de fibrilles contractiles dans le bras ne l'empêche pas d'être en même temps conducteur de l'influx nerveux, pas plus qu'elle ne suffit à en faire un véritable muscle.

Ce qu'il y a de certain, c'est que bon nombre de prolongements transversaux sont dans des conditions telles qu'il leur est impossible de fonctionner comme muscles. Quel pourrait être, en effet, le rôle musculaire du bras chez les fibres latérales décrites plus haut dans la région rétro-anale de l'*Ascaris* ♀? On a vu que ces deux fibres musculaires étaient, au niveau de leur système transversal, complètement ensevelies dans la sous-cuticule, FIG. 18. Souvent aussi, le bras n'est pas dans le prolongement de la panse, mais fait avec la direction générale de celle-ci un angle aigu, FIG. 34; là encore comment expliquer l'action d'un muscle qui, à l'état de contraction, décrirait un fer à cheval entre ses deux insertions?

On pourrait multiplier les observations de ce genre; celles-ci suffiront, pensons-nous, sinon à justifier, du moins à excuser l'ancienne manière de parler introduite par A. SCHNEIDER dans la description des fibres musculaires des nématodes : les prolongements transversaux vont au-devant des nerfs et c'est là, croyons-nous, leur principale raison d'être.

d. *Rapports avec le tissu de soutien et avec les viscères.* — Toute la partie de la fibre musculaire qui fait saillie dans la cavité du corps est enveloppée par un tissu de soutien avec lequel elle contracte les rapports les plus intimes. GOLDSCHMIDT (06) a indiqué la nature et l'origine de ce tissu qu'il a désigné sous le nom de « Isolationsgewebe ». Il ne serait pour cet auteur que l'expansion de quelques cellules dont les noyaux sont situés dans la région œsophagienne.

Il ne rentre pas dans le cadre de ce travail de rechercher si toutes les données de Goldschmidt en cette matière sont rigoureusement exactes, mais il nous semble impossible de partager ici l'opinion de Bilek (09, 10), au dire duquel ce tissu prétendu ne serait qu'un produit artificiel : „ Es („gefensterte Membranen" oder das „Bindegewebe") sind wirklich blosse durch Einwirkung der Reagenzien erzeugte Erstarrungen der flüssig klebrigen Lymphe, mit welcher während des Lebens die Leibeshöhle namentlich bei den grossen Ascaridenarten prallgefüllt wird " (09, p. 652).

Les lambeaux que l'on arrache dans la dissociation des fibres font partie de ce tissu, fig. 3, 14, et suffisent à prouver son existence. Le système transversal y envoie fréquemment des appendices de toutes formes et notamment des cordons dont les uns s'atténuent et se confondent avec lui, tandis que d'autres vont s'insérer par son entremise soit sur l'intestin, soit d'après Vogt et Yung sur les organes génitaux.

Les attaches avec l'intestin sont des plus nettes, surtout dans les jeunes individus où les panses ont la forme de gros cordons dirigés radialement. Leuckart, fidèle à sa manière d'envisager les prolongements, y a vu des muscles dilatateurs de la cavité intestinale. Nous reconnaissons que cette sorte d'insertion sur l'intestin est assez résistante pour que, dans certains cas de retrait déterminé par les réactifs, la cuticule intestinale soit déprise de la couche de cellules épithéliales qu'elle supporte et entraînée avec le tissu de soutien, mais l'adhérence est uniquement le fait de ce dernier tissu. Rien n'autorise à admettre ici une contractilité spéciale et tout semble indiquer, au contraire, de simples rapports de soutien et de nutrition.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ.

A. **Forme des cellules.** — Une fibre musculaire d'*Ascaris* comprend en général trois parties : le fuseau, la panse et un ou plusieurs bras.

a. *Fibres sublatérales.* — Le fuseau est très allongé et la panse semble réduite en proportion. Quand la panse est morcelée, le noyau occupe en général le centre de la masse cytoplasmique. La forme de la fibre au voisinage du cordon latéral est à peu près constante.

b. *Fibres intermédiaires.* — Le fuseau est très large et en même temps très comprimé. La panse est elle-même fort développée et porte en général plusieurs appendices. La forme de la fibre varie avec les régions du corps. Au voisinage des organes génitaux, elle tend vers la forme précédente.

c. *Fibres submédianes.* — Le fuseau rappelle celui de la fibre sub-latérale. La panse forme un tronc volumineux et court, ramifié d'une façon très irrégulière.

d. *Fibres de l'extrémité céphalique.* — Elles sont moins nombreuses et plus petites que celles des autres régions du corps. Le fuseau porte à la partie antérieure de son bord externe une frange d'assez longues fibrilles dirigées obliquement et en avant. Le système transversal est représenté par des cordons multiples surtout nombreux à la partie antérieure de la fibre. Il en résulte pour le noyau une sorte de décentration.

e. *Fibres de l'extrémité caudale.* — En dehors des trois fibres terminales dont la forme est spéciale, elles rentrent dans le type commun. Elles portent comme les fibres de l'extrémité céphalique une frange de fibrilles, mais celles-ci n'occupent que la portion postérieure du bord externe du fuseau et sont dirigées obliquement en arrière.

B. **Disposition.** — Les fuseaux sont disposés longitudinalement comme les feuillets d'un livre. L'ensemble forme une sorte de doublure de la paroi du corps partagée dans le sens de la longueur en quatre bandes ou champs musculaires. Exception faite de quelques cas spéciaux, les cellules d'une même file sont régulièrement placées en retrait les unes derrière les autres, de telle sorte que la première cellule dépasse la seconde de la quantité dont celle-ci dépasse la troisième.

C. **Structure.**

a. *Noyau.* — Il est tantôt sphérique tantôt allongé dans le sens du fuseau et contient en général plusieurs nucléoles.

b. *Cytoplasme.* — Il est différencié en deux substances, une substance contractile et une substance non contractile.

α. Structure des deux substances. — La substance *contractile* est localisée à la périphérie du fuseau sous la forme de bandes longitudinales, dont l'ensemble constitue l'écorce contractile. La bande est formée par la réunion de faisceaux de trabécules du cytoréticulum différenciées.

La substance *non contractile* comprend l'enchylème ordinaire avec les fibrilles de soutien et les divers produits de l'activité cellulaire.

β. Rapports des deux substances. — D'une façon générale, l'importance de la couche contractile varie avec la position de la fibre et avec son

état de compression passive. Elle est peu développée chez les jeunes individus et atteint son maximum d'importance chez le ♂. Les fibrilles de soutien forment un système très étendu dans l'ensemble de la substance non contractile et entre les bandes de celle-ci. Quelques-uns de ses éléments pénètrent dans l'épaisseur des bandes et d'autres sortent de la fibre pour aller se fixer à la cuticule.

c. *Membrane.* — La membrane est mince; elle est renforcée en certains endroits par le tissu de soutien.

D. Rapports.

a. *Rapports des fibres musculaires entre elles.* — Il existe des ponts de substance contractile entre les fuseaux. Des cordons anastomotiques réunissent souvent les panses. Quant aux bras, ils se fusionnent fréquemment au voisinage de la ligne médiane.

b. *Rapports des fibres musculaires avec les parois du corps.* — La fibre musculaire n'est pas en contact sur toute sa longueur avec la sous-cuticule, mais elle est attachée sur toute sa longueur à la cuticule.

c. *Rapports des fibres musculaires avec les troncs nerveux.* — La fibre musculaire va à la rencontre des nerfs par l'entremise du bras d'innervation. L'innervation par les lignes médio-ventrale et médio-dorsale est la règle générale. Il y a exception pour quelques fibres des extrémités.

d. *Rapports des fibres musculaires avec le tissu de soutien et avec les viscères.* — Les panses et les bras sont ordinairement recouverts par le tissu de soutien. Du système transversal de la fibre partent de nombreux appendices qui se soudent à ce tissu et aux viscères.

De tout ce qui précède il est aisé de tirer une conclusion plus générale encore et qui résume toute cette première partie : le champ musculaire de l'*Ascaris* peut être considéré comme l'équivalent du muscle strié des vertébrés; les fibres qui le composent sont reliées entre elles par des anastomoses qui les solidarisent en un tout fortement fixé aux extrémités du corps par un système tendineux (les franges) spécial à ces régions; sur toute sa longueur, des expansions d'origine cytoplasmique le mettent en rapport avec les nerfs et le fixent aux parois du corps.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Cette liste ne contient que les ouvrages directement consultés et indiqués dans le texte par les deux derniers chiffres de leur date de publication. Les nombres entre crochets mis à la suite de la mention bibliographique indiquent les pages du présent mémoire où l'ouvrage est cité.

1893 *Apáthy, St.* : Ueber die Muskelfasern von Ascaris, nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo; Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 10 [177, 180, 188].

1894 » : Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43 [177, 178, 180, 185, 192].

1909 *Bilek, Fr.* : Ueber die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 93 [176, 180, 181, 187, 192, 194, 196, 197, 202].

1910 » : Die Muskelzellen der grossen *Ascaris*-Arten; Anat Anz., Bd. 37 [180, 196, 202].

1874 *Bütschli, Ot.* : Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Nematoden; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10 [172, 200].

1892 » : Ueber den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris* nebst Bemerkungen über die Muskelzellen einiger anderer Würmer; Festschr. R. Leuckart, Leipzig [185, 187, 188].

1908 *Deineka, D.* : Das Nervensystem von *Ascaris*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 89 [198, 201].

1910 *Glaue, H.* : Beiträge zu einer Monographie der Nematoden-species *Ascaris felis* und *Ascaris canis*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 95 [192].

1904 *Goldschmidt, R.* : Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen; Zool. Jahrb. (An.), Bd. 21 [180, 182, 185, 187, 192].

1906 » : Mitteilungen zur Histologie von *Ascaris*; Zool. Anz., Bd. 29 [201].

1908 » : Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. Ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 [196].

1909a » : Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle; Arch. f. Zellforsch., Bd. 4 [179, 182, 185, 187, 192].

1909b » : Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. Ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. II; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92 [196].

1910 » : Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. Ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. III; Festschr. R. HERTWIG, Jena, 2. Bd. [196, 197, 199].

1892 *Hesse, R.* : Ueber das Nervensystem von *Ascaris megalocephala*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 54 [176, 200].

1910 *Hirschler, J.* : Cytologische Untersuchungen am Ascaridenzellen; Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1910, sér. B [181, 182, 187].

1894 *Jagerskiöld, L. A.* : Beiträge zur Kenntniss der Nematoden; Zool. Jahrb. (An.), Bd. 7 [197].

1882 *Joseph, G.* : Vorläufige Bemerkungen über Muskulatur, Excretionsorgane u. peripherisches Nervensystem v. *Ascaris megalocephala* u. *lumbricoides*; Zool. Anz. [200].

1876 *Leuckart, R.* : Die menschlichen Parasiten [176, 188, 191, 200].

1885 *Leydig, Fr.* : Zelle und Gewebe. Bonn [192].

1885 *Rohde, E.* : Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Nematoden; Zool. Beitr. herausg. v. A. Schneider, Bd. 1 [172, 174, 175, 198, 200, 201].

1892 » : Muskel und Nerv. I. *Ascaris*; Zool. Beitr., Bd. 3 [188, 192, 198].

1866 *Schneider, A.* : Monographie der Nematoden [196, 197, 200].

1902 *Schneider, K. C.* : Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Iena [178].

1908 » : Histologisches Praktikum der Tiere, Iena [178].

1902 *Voltzenlogel, E.* : Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*; Zool. Jahrb., Bd. 16 [172].

EXPLICATION DES PLANCHES.[1]

Toutes les figures se rapportent à l'*Ascaris megalocephala*, sauf les FIG. **29**, **33**, **39**, qui sont empruntées à l'*A. lumbricoïdes*, et la FIG. **31**, qui a rapport à l'*A. mystax*.

PLANCHE I.

FIG. **1-15**. *Fibres ou portions de fibres isolées par dilacération.* — *Gr. : A Zeiss* × *O Verick.*

FIG. **1**. — Femelle. — Fibre sublatérale de la région moyenne obstruée par les ovaires. — Sublimé acide de GILSON et macération ultérieure dans l'eau. — *b*, bras; — *f*, fuseau; — *p*, panse [167, 169, 171].

FIG. **2**. — Fibre sublatérale de la région moyenne obstruée par les ovaires. — Sublimé acide, puis digestion à froid dans la potasse à 1 $^0/_0$, 30 heures [169].

FIG. **3**. — Fibre sublatérale de la région œsophagienne. — Sublimé acide, 5 heures [169, 202].

FIG. **4**. — Mâle. — Fibre intermédiaire de la région antérieure laissée libre par les organes génitaux. — PERENYI, 15 heures. — *b, f, p*, comme FIG. **1**; — *tr*, tractus [167, 169, 170, 183, 189, 190, 191].

FIG. **5** et **6**. — Deux systèmes transversaux empruntés à des fibres intermédiaires de la même région. — PERENYI, 15 heures [170.]

FIG. **7**, **8**, **9**, **10**, **11**. — Femelle. — Systèmes transversaux de fibres intermédiaires de la région libre. — PERENYI [170, 190].

FIG. **12**. — Fibre submédiane de la région obstruée par les ovaires. — PERENYI, 15 heures [170, 191].

FIG. **13**. — Femelle jeune de 12^{cm}. — Fibre submédiane. — PERENYI, 15 heures [167, 170].

FIG. **14**. — Femelle. — Fibre de l'extrémité céphalique. — PERENYI, 15 heures [167, 171, 202].

FIG. **15**. — Mâle. — Fibre de la même région. — PERENYI, 15 heures [167, 171].

---

(1) Sont indiquées entre crochets les pages du texte où l'on se réfère aux figures.

FIG. **16-18**. — *Coupes transversales pratiquées à trois niveaux différents dans la région rétro-anale. — Femelle jeune. — Sublimé acide. — Gr. : B.* × *3.*

FIG. **16**. — Coupe menée près de l'extrémité, intéressant les fibres terminales au niveau des prolongements dorso-ventraux de la fibre dorsale. — *c*, cuticule; — *ec*, écorce contractile; sur le prolongement dorso-ventral elle est relativement réduite et ses éléments se présentent de face; — *fd*, fibre dorsale; — *fv*, fibres ventrales; — *pr*, prolongement dorso-ventral (pilier); — *sc*, sous-cuticule offrant latéralement et ventralement des épaississements pouvant être considérés comme les prolongements des bourrelets latéraux et de la ligne médio-ventrale [173].

FIG. **17**. — Coupe menée par le noyau de la fibre dorsale et intéressant un petit nombre de fibres pariétales communes, *fp;* d'ordinaire au niveau du noyau les fibres pariétales sont plus nombreuses et dépriment la fibre dorsale dans le sens dorso-ventral. — Les fibres ventrales, *fv*, sont très enfoncées dans la sous-cuticule et tendent à disparaître dans sa profondeur; — *c*, *ec*, *sc*, comme FIG. **16**; — *fd*, fibre dorsale; — *g*, cellule ganglionnaire; — *ts*, tissu de soutien [173, 174].

FIG. **18**. — Coupe menée par le noyau des fibres ventrales. — *c*, *ec*, *fv*, *sc*, *ts*, comme FIG. **16**, **17**; — *mdv*, muscles dorso-ventraux; — *pfd*, prolongements latéraux de la fibre dorsale. — Les fibres ventrales, *fv*, sont entièrement recouvertes par les épaississements de la sous-cuticule [174, 201].

PLANCHE II.

FIG. **19**. — Femelle. — Fibre de l'extrémité caudale (la gauche de la figure correspond à l'extrémité postérieure de l'animal). — PERENYI. — Gr. : A Zeiss × O Verick [175].

FIG. **20**. — Femelle jeune. — Portion d'une section transversale de la région rétro-anale. — PERENYI; séjour prolongé dans l'hématoxyline très diluée. — c_1, cellule complètement dessinée; — c_2, c_3, cellules recouvertes par la cellule précédente, indiquées par un simple trait de contour; — *c*, cuticule; — *p*, panse. — Gr. : DD × 3 [175, 177].

FIG. **21**, **22**. — Mâle. — Groupe de fibres de la région antérieure du corps en section transversale. — PERENYI. — Gr. : DD × 1 [175, 177, 191].

Dans la FIG. **21**, le fuseau de la principale fibre forme une gouttière qui en recouvre deux autres; dans la FIG. **22**, la fibre principale en recouvre plusieurs autres et présente une panse capricieusement ramifiée. — *p*, panse; — *sc*, limite interne de la sous-cuticule.

FIG. **23**. — Mâle. — Ruban de trois fibres intermédiaires prises dans la région antérieure laissée libre par les organes génitaux. Les fibres sont placées régulièrement en retrait les unes derrière les autres. — PERENYI, 15 heures. — *f*, fuseau. — Gr. : A Zeiss × O Verick [176, 189, 191].

FIG. **24-26**. *Coupes diversement orientées montrant la structure de l'écorce contractile. — Mâle. —* CARNOY-GILSON. — *Gr. : apochr. 2. 1,30 × 12. — Les* FIG. **24** *et* **25** *ont été dessinées au niveau de la platine du microscope, la* FIG. **26** *à un niveau un peu plus élevé.*

FIG. **24**. — Coupe superficielle passant entre les bandes contractiles. Elle laisse voir le cytoréticulum formé de fortes fibrilles de soutien et, au-dessous, les extrémités de deux bandes contractiles appartenant à deux fibres différentes; ces bandes, nettement fibrillaires, sont réunies par des ponts de même structure (mode d'association des écorces contractiles entre elles dans la région moyenne du corps). — *bc*, bande contractile. — *fs*, fibrille de soutien; — *pa*, pont anastomotique [177, 178, 186].

FIG. **25**. — Coupe tangentielle de l'écorce contractile montrant les bandes contractiles intéressées perpendiculairement à leurs plats. Les bandes sont fibrillaires et sont séparées par des couches de cytoplasme non différencié où courent des fibrilles de soutien lâchement réticulées. Quelques fibrilles traversent les bandes, d'autres pénètrent dans leur épaisseur et les parcourent dans le sens de la longueur sous la forme d'un tortillon (partie centrale de la figure). — *bc*, *fs*, comme FIG. **24** [177, 178, 186].

FIG. **26**. — Portion d'une coupe transversale de fibre musculaire (région moyenne du fuseau). — La description détaillée de cette figure a été donnée dans le texte, p. 177. — *bc, fs*, comme FIG. **24**; — *s*, sarcolemme dont les détails ne sont pas visibles [177, 178, 186, 198].

FIG. **27-29**. — *Coupes diversement orientées montrant la structure de la panse et des bras. — Mâle. —* CARNOY-GILSON. — *Gr. : apochr. 2. 1.30 × 4.*

FIG. **27**. — Coupe transversale passant par le noyau (région moyenne). La masse cytoréticulaire condensée autour du noyau envoie des expansions, dont quelques-unes, plus grêles, se terminent à la membrane, tandis que d'autres, transformées en fibrilles de soutien, s'incurvent en général à une certaine distance du noyau pour prendre la direction des bras ou celle du fuseau. — *ec*, écorce contractile; — *fs*, fibrille de soutien; — *n*, noyau; — *r*, réticulum ordinaire; — *s*, sarcolemme; — *z*, zone condensée (Kerntasche) [181].

FIG. **28**. — Tronçon de prolongement transversal en vue axiale. Le cytoplasme est visiblement condensé dans la région périphérique; les fibrilles de soutien, *fs*, forment un réseau à très larges mailles laissant apercevoir les mailles plus fines et plus courtes du cytoréticulum ordinaire, *r*; — *s*, sarcolemme [181].

FIG. **29**. — *Ascaris lumbricoïdes*. — Coupe transversale de deux prolongements transversaux. Les fibrilles de soutien, surtout nombreuses à la périphérie, s'y présentent sous la forme de points ou de bâtonnets. — *s*, sarcolemme; — *ts*, tissu de soutien [181].

FIG. **30**. — Femelle. — Fibre de la région antérieure libre, isolée par macération après fixation préalable; la partie gauche en vue superficielle, la partie droite en coupe optique. L'écorce contractile présente deux régions : la région supérieure caractérisée par la présence de faisceaux de bandes contractiles de longueur inégale, dont le plus grand nombre n'atteint pas le sarcolemme, tandis que d'autres le repoussent; la région inférieure montrant plusieurs systèmes de bandes contractiles s'affrontant sous des angles divers. La coupe optique laisse reconnaître le cytoréticulum ordinaire. — PERENYI, 15 heures; macération prolongée. — *cc*, écorce contractile; — *n*, noyau; — *s*, sarcolemme; — *z*, zone condensée; — en *x*, un faisceau de bandes contractiles repoussant le sarcolemme. — Gr. : DD × 1 [183].

FIG. **31**. — *Ascaris mystax*. — Femelle. — Groupe de deux fibres pariétales adjacentes à l'insertion de l'un des releveurs de l'anus. Au voisinage de cette région, les fibres pariétales présentent des modifications dans leur disposition générale et sont quelquefois superposées partiellement. La superposition, dans le cas actuel, a eu pour effet de déterminer dans la cellule inférieure une dépression en gouttière dans laquelle est reçue la fibre supérieure. Chacun des bords convexes de la gouttière s'étant développé pour son compte en une panse cytoplasmique, l'écorce contractile s'est ouverte en deux endroits pour livrer passage à cette évagination. — Sublimé acide. — *cc*, écorce contractile; — *p*, panse [184].

FIG. **32**. — Mâle. — Deux portions de sarcolemme : *A*, dans une panse; — *B*, dans un fuseau. — *bc*, bande contractile; — *r*, cytoréticulum; — *s*, sarcolemme. — Sublimé acide. — Gr. : apochr. 2. 1.30 × 12 [181, 189].

FIG. **33**. — *Ascaris lumbricoïdes*. — Mâle. — Section tangentielle intéressant les fuseaux au voisinage de leur bord externe; des faisceaux de substance contractile unissent entre elles les différentes fibres. — Sublimé acide. — *bc*, bandes contractiles séparées par une lame de substance non contractile. — Gr. : D × 2 [189].

PLANCHE III.

FIG. **34**. — Femelle. — Fibre intermédiaire de la région antérieure libre, dessinée d'après plusieurs préparations. — *a*, anastomoses; — *ap*, appendice libre; — *b*, bras; — *f*, fuseau; — *p*, panse; — *z*, zone condensée. — Gr. : DD × 1 et réduction aux 2/3 [181, 190, 201].

FIG. **35**. — Mâle. — Portion d'une section transversale montrant la superposition de plusieurs fibres. Au centre de la figure, on peut voir une fibrille de soutien descendre de la fibre supérieure et traverser l'épaisseur de la fibre inférieure. — Sublimé acide. — *c*, cuticule; — *ec*, écorce contractile; — *fs*, fibrille de soutien; — *sc*, sous-cuticule. — Gr. : D × 4 [191, 193].

FIG. **36**. — Mâle. — Portion d'une coupe transversale au voisinage du bourrelet latéral montrant un groupe de fibres dont les moyennes seules ont été complètement dessinées; cinq fibres contribuent à la formation d'un faisceau unique de fibrilles de soutien qui les rattache à la cuticule. — Sublimé acide. — *bl*, bourrelet latéral; — *c*, cuticule; — *ec*, écorce contractile; — *fs*, fibrille de soutien; — *sc*, sous-cuticule. — Gr. : D × 2 [191, 193].

FIG. **37**. — Mâle. — Portion d'une section transversale montrant la manière d'être des faisceaux de fibrilles de soutien dans la sous-cuticule et leur point d'attache à la cuticule. — Sublimé acide. — *c*, cuticule, zone interne; — *ec*, écorce contractile; — *fs*, fibrille de soutien; — *sc*, sous-cuticule. — Comparer avec la FIG. **3***t*. — Gr. : apochr. 0,95 × 6 [191, 194].

FIG. **38**. — Mâle. — Coupe transversale à travers la sous-cuticule intéressant les faisceaux de fibrilles de soutien à quelque distance de leur point de dissociation et montrant leur insertion en éventail sur la cuticule. — Sublimé acide. — *fs*, fibrilles de soutien; — *sc*, sous-cuticule. — Gr. : D × 2 [195, 196].

FIG. **39**. — Mâle. — Portion de section transversale au voisinage du bourrelet latéral, dans la région antérieure libre. Innervation d'une fibre par les nerfs sublatéraux. — Perenyi, 15 heures. — *a*, ponts anastomotiques; — *b*, bras allant à la ligne sublatérale; — *bl*, bourrelet latéral; — *c*, cuticule; — *i*, intestin; — *lsl*, ligne sublatérale; — *nsl*, nerfs sublatéraux; — *sc*, sous-cuticule. — Gr. : DD × 1 [190, 200].

TABLE ANALYTIQUE.

Planche I

1 b p f

2

3

4 b p tr f

5

6

7

8

9

10

11

12

13

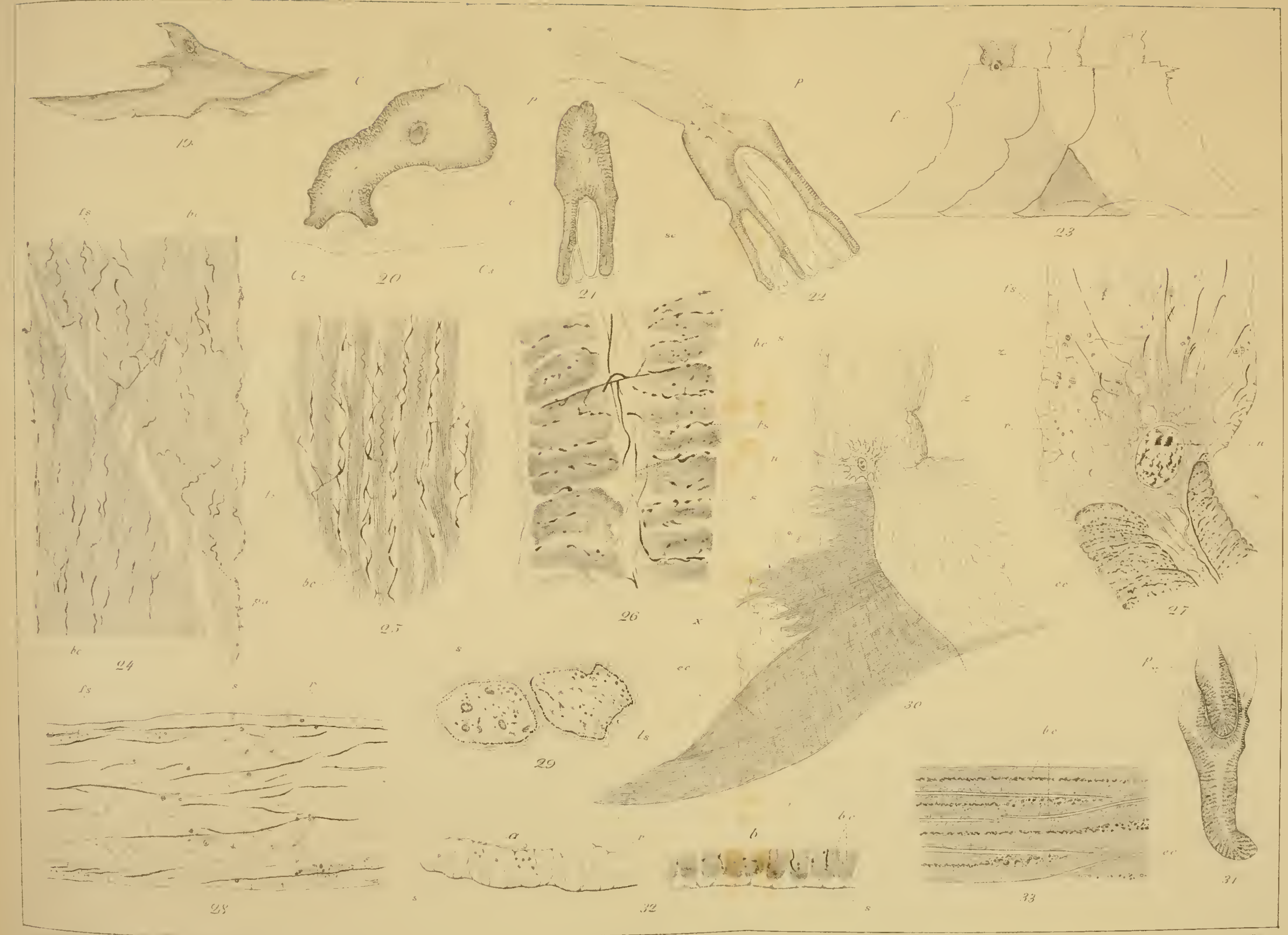
14

15

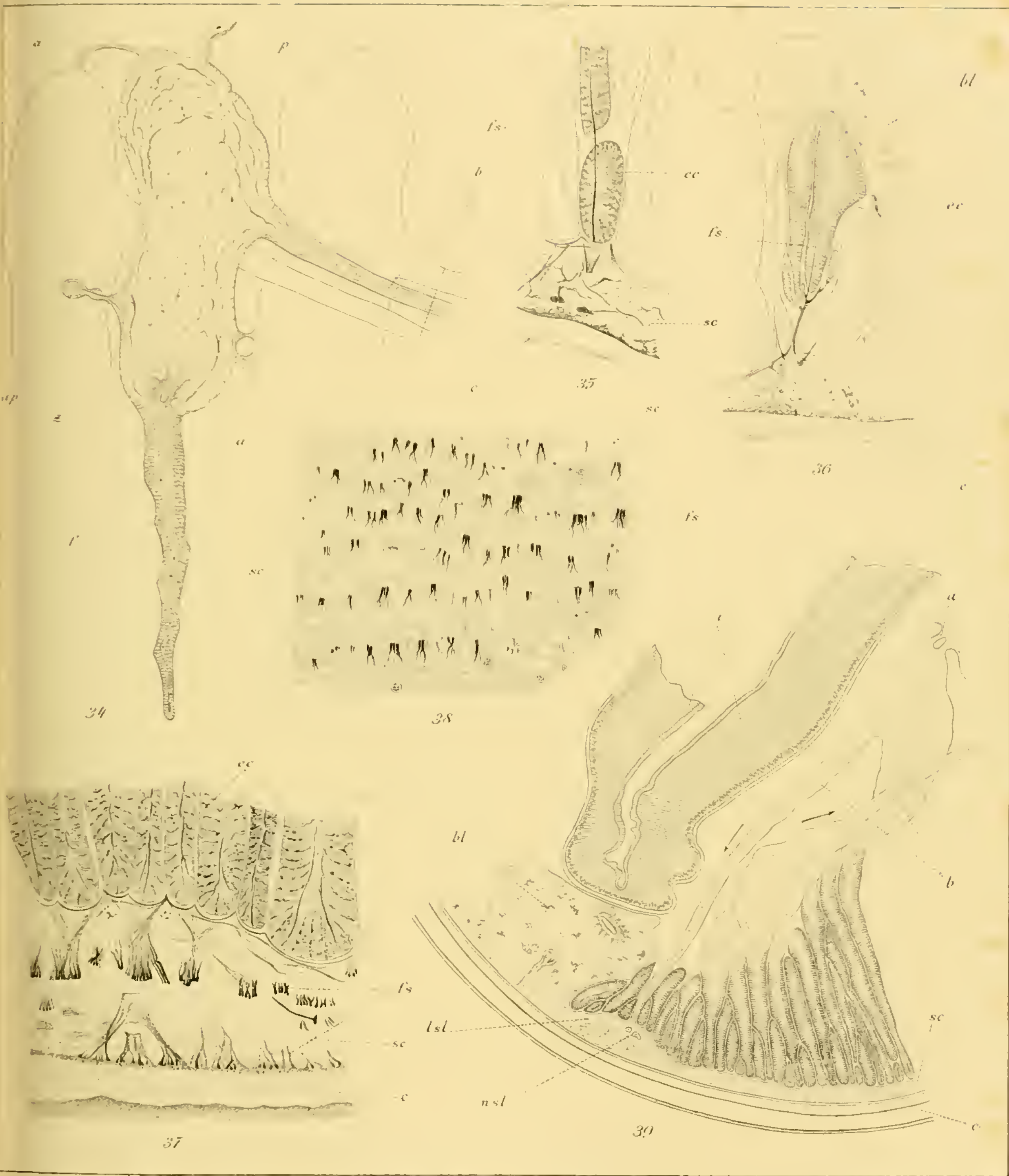
16 cc c fd pv sc fv fv

17 fd fp sc cc ts sc c g fv fv

18 m d v pfd cc pfd ts c sc fv fv cc



lith. De Tollenaere frères, Brux.
F. Biesemans Sculp.



ad nat. del.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVII

2d FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE

TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,

Grand'place, 38.

LOUVAIN

A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,

rue de la Monnaie.

1912

L'étape strepsinématique des auxocytes mâles

DE L'ESCARGOT

PAR

Arthur BOLLES LEE.

(*Mémoire déposé le 21 juin 1911.*)

L'étape strepsinématique des Auxocytes mâles

DE L'ESCARGOT.

Il a été établi dans le travail auquel ces pages font suite (1) qu'il se produit dans les auxocytes mâles de l'escargot une conjugaison parasyndétique de chromosomes, qui aboutit à la formation de n/2 anses plectanèmes, dans lesquelles les chromosomes conjugués, quoique étroitement entrelacés, demeurent indépendants. Il sera commode d'appeler dorénavant ces chromosomes du nom, proposé par STRASBURGER, de *gamomites*, et d'appeler les couples formés par l'entrelacement de ces gamomites du nom de *dyades* (2). Nous avons maintenant pour tâche de rechercher le sort ultérieur des gamomites, et le détail du processus de réduction chromosomique dont leur conjugaison est le point de départ.

Cette recherche peut paraître superflue. Car dans plusieurs cas clairs et bien étudiés il a été constaté qu'une conjugaison parasyndétique est suivie de la distribution des deux gamomites de chaque dyade entre les deux pôles de la cinèse I, — distribution qui effectue une préréduction hétérotypique. Et, généralisant ces cas, on peut penser que la réduction hétérotypique est le complément obligé de toute conjugaison parasyndétique; et que

---

(1) A. BOLLES LEE : *La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'escargot;* La Cellule, t. XXVII, 1r fasc.

(2) On a proposé de donner aux dyades le nom de *gemini*. Ce terme peut avoir des avantages dans certains cas; mais il me semble qu'il peut prêter à confusion. Car *geminus* veut dire proprement l'un ou l'autre des individus nés d'un même accouchement, et non le couple composé de ces individus. CASTOR et POLLUX étaient des gemini, chacun d'eux était un geminus, et le groupe d'étoiles qui rappelle leur souvenir s'appelle la constellation des gemini, et non du geminus. De sorte que s'il est à la rigueur permis d'appeler un couple de chromosomes un geminus, il y a toujours risque que quelque lecteur n'y comprenne un jumeau, a twin, ein Zwilling, un gemello, au lieu d'une paire de jumeaux, a pair of twins, ein Zwillingspaar, un paio di gemelli.

l'on peut raisonnablement admettre que chez l'escargot les choses doivent se passer, à partir du bouquet plectanème jusqu'à la fin de la cinèse II, essentiellement comme dans les cas classiques d'hétérotypie.

Mais il ne faut pas oublier qu'on a décrit aussi des cas de distribution entre les deux pôles non de gamomites complets, mais de *moitiés* provenant de la segmentation transversale d'anses chromosomiques qui, quoique interprétées par les auteurs comme consistant en deux chromosomes conjugués bout à bout et divisés longitudinalement, peuvent aussi être interprétées comme consistant en deux chromosomes conjugués parasyndétiquement, le processus de conjugaison longitudinale ayant échappé aux observateurs. Et l'on trouve, comme nous le verrons, chez l'escargot, à la fin de l'étape strepsinématique, des images d'apparents repliements et d'apparents débuts de segmentation qui ressemblent beaucoup aux images de repliement et segmentation sur lesquelles les auteurs métasyndétistes se sont basés. Nous avons donc à considérer la possibilité de la séparation chez l'escargot, à la cinèse I, non de deux gamomites complets, mais de moitiés transversales (métamériques) de deux gamomites associés en une dyade, ce qui donnerait bien une réduction, mais non une réduction telle que donne une division hétérotypique authentique.

Il est de plus possible que les gamomites subissent pendant les prophases de la cinèse I une division longitudinale, et que cette cinèse répartit à un même pôle une des moitiés longitudinales de chacun des gamomites. En ce cas cette cinèse ne serait pas réductrice, et ne rentrerait guère dans le schéma hétéro-homéotypique classique.

Ces deux points demandent à être éclaircis. Et il y a un autre motif pour lequel, chez l'escargot, une étude minutieuse des stades qui interviennent entre celui des anses plectanèmes et celui de la diacinèse paraît urgente. C'est qu'il se trouve, pendant l'étape de » repos « auxocytaire, ou étape d'accroissement, une phase très longue pendant laquelle les gamomites peuvent paraître avoir perdu leur indépendance. J'ai moi-même décrit (1) les noyaux de ce stade comme possédant » un élément chromatique dont la manière d'être est difficile à définir avec certitude, existant peut-être, comme j'en ai l'impression, sous la forme d'un filament unique et très délié, très étroitement pelotonné, peut-être aussi sous la forme de la » Kerngerüst « ou charpente nucléaire de Flemming «. Il y aurait donc en ce cas de véri-

(1) A. Bolles Lee : *Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix;* La Cellule, t. XI, 2me fasc., 1896, p. 230.

tables « noyaux dictyés » de von Winiwarter. Or, si cela était, il n'y aurait plus moyen de préciser les rapports qui peuvent exister entre les gamomites du stade plectanème et les chromosomes du fuseau hétérotypique; et l'on ne pourrait plus invoquer le fait de la conjugaison comme donnant la clef du fait de la réduction. Ceci est donc un troisième point qui demande à être éclairci.

1. L'étape strepsinématique.

Les auxocytes mâles de l'escargot traversent, pendant la période qui sépare le stade de bouquet plectanème du stade de diacinèse, une étape d'accroissement très notable, comme on peut s'en convaincre en comparant la FIG. 1 avec les FIG. 11, 13, 14 et 15. C'est là un accroissement beaucoup plus grand que celui qui est effectué par les auxocytes pendant l'étape qui s'étend de la dernière télophase spermatogoniale jusqu'au bouquet. Il occupe la même position dans l'évolution maturative que l'étape du grand accroissement des ovocytes (Grégoire : « Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne » dans les Annales de la Soc. roy. zool. de Belgique, XLII, 1907). Je pense qu'on peut convenablement appeler cette période, considérée sous le rapport de la croissance cellulaire seulement, l'*étape d'accroissement*.

Si maintenant nous considérons cette période surtout au point de vue des phénomènes qui se passent dans les chromosomes, nous trouvons qu'elle est marquée par un *état strepsinématique* des gamomites. Ces éléments se trouvent, pendant toute cette période, à l'état de filaments indépendants mais largement entrelacés par paires. L'élément nucléinien est donc à l'état diplotène (von Winiwarter) ou strepsitène (Grégoire), ce dernier terme paraissant préférable comme marquant l'*entrelacement* des gamomites, qui est un trait très caractéristique de beaucoup de maturations, si non de toutes les maturations. Il paraît donc tout indiqué d'appeler cette période *l'étape strepsinématique*, ou du *strepsinema* (Dixon).

Peut-être que dans beaucoup de maturations il n'y aurait pas d'utilité à faire des sous-divisions dans cette étape; car dans bien des cas il semble que les gamomites ne font qu'échanger l'étreinte étroite qui les unissait dans le bouquet contre l'étreinte moins étroite du strepsinéma, et, après être de-

meurés pendant quelque temps dans cet état, se contracter simplement pour revêtir la forme des chromosomes de la diacinèse. Mais chez l'escargot il semblerait utile, si non nécessaire, de faire quelques distinctions.

C'est un fait qui est, je pense, commun à toutes les maturations, que les chromosomes de la diacinèse auxocytaire se trouvent dans un état de *contraction* considérable, c'est-à-dire qu'ils sont à ce moment notablement plus courts qu'ils n'étaient à aucun moment précédent. Mais on trouve chez l'escargot une particularité qui paraît ne pas se trouver chez tous les objets. Chez l'escargot les chromosomes du début de la diacinèse, ou, si l'on aime mieux, du stade qui précède immédiatement la diacinèse, sont non seulement des éléments contractés, mais sont aussi des éléments nettement *filoïdes*. Ils ne sont pas de simples bâtonnets droits ou courbés, mais des *filaments enroulés*. Et, puisque nous aurons à parler de ce stade un peu longuement, il sera commode de lui donner un nom; et celui de *brachynema* paraît tout indiqué.

Entre le stade plectanème et le brachynéma on trouve toujours un stade à gamomites largement entrelacés, mais non contractés — le stade de strepsinéma par excellence. Dans certains objets il semble que ce stade ne se distingue de celui du bouquet que par le relâchement de l'étreinte étroite des gamomites qui caractérise le stade plectanème. Mais dans d'autres il est marqué en même temps par *un allongement* notable des gamomites entrelacés. Chez l'escargot et certains autres objets les gamomites s'allongent démesurément, et par ce fait en arrivent à envahir toutes les régions du noyau. Par le fait de cet allongement dans un espace restreint, ils se jettent en des plis nombreux et brusques, croisant et recroisant fréquemment leurs voisins. De plus, ils montrent sur leur trajet, en conséquence d'un fait que nous étudierons plus tard, de fréquentes apparences de nœuds. Il résulte de la présence de ces repliements, de ces croisements et de ces nœuds, que les noyaux prennent un certain aspect réticulé, qu'ils passent à un état qui est apparemment celui des noyaux dictyés de von Winiwarter. Cet état ne se retrouvant pas dans toutes les maturations, je pense que là où on le trouve il convient de le considérer comme une forme particulière du strepsinéma et il paraît tout indiqué de lui donner le nom de strepsinéma *dictyoïde* (pas *dictyé*, pour l'escargot, parce que, ici, l'aspect dictyé n'est qu'une apparence, les gamomites conservant leur indépendance et ne montrant pas de véritables anastomoses ni de véritables nœuds).

De la sorte nous aurions entre le bouquet plectanème et la diacinèse (ou stade de la distribution à la surface du noyau des éléments cinétiques définitifs) une -

ÉTAPE STREPSINÉMATIQUE

avec les stades :

a) *Prostrepsinema*, ou stade du dédoublement;

b) *Strepsinema*, donnant dans certains cas un strepsinéma très allongé et relâché, et dans les spermatocytes de l'escargot et des mammifères et quelques autres cas un strepsinéma dictyoïde;

c) *Brachynema*.

Les phases de strepsinéma très allongé et de strepsinéma dictyoïde ne paraissent se rencontrer que dans quelques cas; mais on trouve toujours un strepsinéma quelconque et un brachynéma.

2. Prostrepsinéma.

Avec Janssens (- Évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus* -, La Cellule, t. XXIII, p. 383), j'appelle prostrepsinéma le stade de dédoublement ou relâchement de l'entrelacement étroit qui unit les gamomites pendant le stade du bouquet plectanème. Il dure jusqu'à ce que ce relâchement ait intéressé les anses dans toute leur longueur.

Les images du début de ce stade ressemblent beaucoup à celles du stade de bouquet. Comme dans le bouquet, elles montrent des anses plectanèmes qui, sous de faibles grossissements, ressemblent si fort à celles d'un bouquet qu'on a peine à les en distinguer. Et elles montrent aussi la même orientation de ces anses en bouquet. Cependant en comparant à un grossissement suffisant les deux stades l'œil exercé est bientôt frappé d'une différence d'aspect qu'on ne peut qu'admettre comme existant, quoiqu'on ait de la peine à dire en quoi il consiste. Mais bientôt on arrive à se rendre compte que, tandis que dans le bouquet plectanème, FIG. 1, l'étreinte des gamomites est très étroite et leur entrelacement très régulier, dans les bouquets en prostrepsinéma, FIG. 2 et 3, cette étreinte est sensiblement relâchée et l'enroulement des gamomites est devenu moins régulier. Par places, ils montrent, comme dans le bouquet plectanème, des spires dont la longueur est à peu près égale à la hauteur, mais en d'autres places des tours

de spire beaucoup plus longs que hauts, et des écartements des gamomites en forme de boutonnières. Il résulte de ce relâchement et de ces irrégularités que les anses revêtent un certain aspect vermoulu et corrodé, et que tout le bouquet paraît comme fané. Puis, à mesure que le dédoublement progresse, et que les boutonnières deviennent plus longues et plus fréquentes, FIG. 4, la ressemblance de la figure à un bouquet de cordes disparaît et cède la place à une image d'un peloton plus ou moins orienté, de fils ondulés lâchement entortillés par paires, FIG. 10. Le prostrepsinéma alors passe à l'état de strepsinéma.

Cependant, en y réfléchissant, on sent que le simple écartement des gamomites, et l'irrégularité croissante de leurs spires, ne suffisent pas à expliquer l'aspect particulier de flétrissure des anses du prostrepsinéma. Et à un examen extrêmement attentif on arrive à découvrir encore une particularité par laquelle elles diffèrent des anses du bouquet plectanème. Les gamomites paraissent avoir subi un changement pendant la conjugaison. Ils paraissent, comme je l'ai dit dans » La réduction numérique «, pp. 59 et 62, et comme j'ai essayé de le montrer dans les figures, être entrés dans le bouquet à l'état *cylindrique*. Or ils paraissent en sortir, par places en tout cas, aplatis, à l'état de *rubans*, FIG. 6, 7, 8, 9 et autres.

Cet aplatissement, difficile à rendre par le dessin et, le plus souvent, très difficile à voir dans les préparations, se trahit surtout par l'aspect anguleux des contours. Là où les gamomites sont cylindriques, ils montrent en leurs spires des contours arrondis, FIG. 1, ainsi que toutes les figures du travail » La réduction numérique «. Mais là où ils sont aplatis, ils montrent en leurs spires des contours anguleux. Et là où un petit tronçon se présente à plat, superposé à un tronçon homologue d'un gamomite-sœur, on a l'image d'un carré ou d'un losange. Des images de rubans peuvent aussi être observées sur des portions de gamomites qui se sont largement écartées les unes des autres, entre deux croisements. Là, on peut souvent constater que chaque gamomite montre des alternances de parties en triangle foncé avec des parties en losange très pâles reliant ces triangles, et même avec des tractus où l'on ne voit rien du tout. Et ces phénomènes s'expliquent très naturellement par la supposition que le gamomite est non seulement un ruban, mais un ruban *tordu sur lui-même*, autour de son axe propre. Là où le ruban se montre de face, il se voit naturellement sous la forme d'un losange, FIG. 5. Là où il se montre par le bord, il se voit naturellement sous la forme d'une ligne, fine mais foncée, dont la lar-

geur indique l'épaisseur du ruban. Et il peut arriver que par places le ruban ne se voit pas du tout, lorsqu'il passe à plat dans la préparation. Car étant excessivement mince (je pense qu'il a une épaisseur qui ne va guère au-dessus d'un dixième de micron et peut s'abaisser jusqu'à un vingtième), il peut devenir invisible par la faiblesse de sa coloration, devenant visible seulement lorsqu'il se montre par le bord, ce qui présente à l'œil une profondeur beaucoup plus grande de substance colorée; ou lorsqu'il se tord sur lui-même de manière à se présenter en deux feuillets superposés qui donnent à cet endroit l'image d'un petit triangle plus foncé que le reste, FIG. 5. On remarquera de pareilles images de triangles dans plusieurs endroits des figures.

Non seulement les gamomites se montrent par places aplatis en rubans, mais aussi ces tronçons de rubans se montrent quelquefois divisés en long. Ainsi dans la FIG. 6 on voit deux tronçons de ruban en *r*, *r*; et celui de droite me paraît être divisé en deux moitiés longitudinales; et en *s* la portion de gamomite marquée par le trait est nettement divisée en deux branches séparées par une boutonnière claire. Dans la FIG. 7, on voit en *s* un écartement en boutonnière nettement bordée par deux lignes très fines, qui se présentent comme des filaments ronds. De même pour la FIG. 8, en *s* et *s*. A la vue de ces images, on est naturellement porté à penser à des prodromes d'une division des gamomites en vue d'une cinèse à venir. Mais malgré des efforts soutenus, je n'ai rien pu voir qui puisse être interprété comme une division achevée, avant le stade de diacinèse ou brachynéma avancé. De sorte qu'il semble qu'on doit plutôt tenir ces fentes pour des phénomènes sans signification importante, des déchirures accidentelles.

Pendant tout le stade de prostrepsinéma, les anses en dédoublement gardent nettement leur orientation en bouquet. Elles paraissent être soudées par leurs bouts libres à la membrane nucléaire à la base du noyau; et je pense que ces adhérences ne se brisent pas par les mouvements d'écartement des gamomites.

3. Strepsinéma.

Les écartements des gamomites s'étendant de plus en plus sur les anses, et arrivant à les intéresser sur toute leur longueur, nous arrivons à la fin du prostrepsinéma, FIG. 4. A partir de ce moment, le noyau entre dans le stade de strepsinéma proprement dit, FIG. 10 et suivantes. Le

mouvement d'écartement des gamomites continue, et les distances qui les séparent devenant toujours plus grandes, il arrive que bientôt la figure ne donne plus l'impression d'un bouquet, mais offre l'image d'un enchevêtrement de filaments indépendants, dans lequel il est le plus souvent très difficile de reconnaître des éléments s'appartenant par paires.

Un autre processus entre maintenant en jeu. Les gamomites, qui pendant le prostrepsinéma n'augmentent pas de longueur d'une façon notable, se mettent maintenant à s'allonger rapidement, FIG. **10**, **11** et **12**.

Par suite de cet allongement, ils se jettent en de nombreux et brusques repliements, souvent fort anguleux, et se croisent souvent avec ceux d'autres anses. Mais nonobstant toute l'étendue et toute l'irrégularité de leurs écartements mutuels, qui masquent l'orientation des dyades en bouquet, il ne semble pas qu'il y ait de motif pour admettre que le bouquet se défait entièrement.

Il y a sans doute désentrelacement dans le sens de la production de très grands écartements entre les gamomites; mais il ne semble pas que cela aboutisse à une détorsion complète des anses. Au plus fort du strepsinéma, on peut toujours reconnaître que les gamomites montrent quelques chiasmas. Ce serait peut-être trop dire qu'ils en montrent toujours autant qu'ils en montraient pendant l'état plectanème — que par exemple une anse plectanème qui aurait possédé une vingtaine de chiasmas [1], comme les plus grandes de la FIG. **1**, en montrerait une vingtaine pendant l'état strepsitène. Mais on trouve toujours que les dyades strepsitènes en montrent quelques-uns; toujours les gamomites se croisent au moins une ou deux fois. Puis, au stade brachynéma nous trouvons les gamomites sortant plus ou moins entrelacés du strepsinéma. De sorte qu'il semble qu'il faut admettre que, s'il y a une véritable détorsion qui intervient dans la production des écartements entre les gamomites, cette détorsion ne va jamais jusqu'à un déroulement complet des anses, et qu'il reste toujours au moins un ou deux chiasmas non défaits.

De plus, il semble, tant d'après ce que l'on constate pendant le strepsinéma que d'après ce que l'on constate au début du brachynéma, que les bouts libres des anses demeurent pendant toute la durée de ces stades

---

[1] Il s'est glissé une erreur de rédaction dans « La réduction numérique », p. 70. Il y est dit que « les anses les plus petites montrent 4 à 5 spires, les plus grandes 15 à 20, et plus ». Il faut comprendre par là, de 2 à 10 tours de spire complets, se présentant sous la forme de 4 à 20 ventres et autant de chiasmas, ou nœuds.

amarrés dans la plage basale du noyau. On trouvera des indices de ce fait dans les figures. La même chose, ou à peu près, a été du reste observée par JANSSENS, qui dans son travail sur le *Batrachoseps* (¹) donne plusieurs figures dont il est dit (p. 424) qu'elles sont destinées à montrer l'identité de forme et d'orientation entre les anses du bouquet et celles du strepsinéma et du stade suivant. C'est un point qui peut avoir de l'importance. Car celui qui trouve des dyades en anse aux stades qui suivent le strepsinéma, peut être tenté de penser à un repliement de « second synapsis », s'il ne sait que les dyades n'ont jamais perdu leur forme d'anse originelle.

L'allongement des gamomites continuant, leurs repliements augmentant de nombre, et les croisements des dyades devenant plus fréquents, le strepsinéma passe à l'état dictyoïde, FIG. **11** et **12**. Le noyau montre alors un enchevêtrement dense de filaments excessivement sinueux courant dans tous les sens, et ne révélant qu'à peine, à un examen très attentif, des traces de l'orientation originelle. Le peloton ainsi formé montre d'abondantes apparences de nœuds formés par les filaments, et de grains portés sur des bandes très faiblement colorées (« linine » des auteurs), ou même apparemment isolés entre les filaments. Mais un examen minutieux fait voir qu'il reste toujours des traces d'orientation, les filaments courant avec prédilection selon des méridiens du noyau. Il fait voir aussi que les apparences de nœuds formés par les filaments, et de grains portés sur eux, ne sont pas dues à des élargissements et épaississements de ces filaments, ni à des soudures des filaments aux points de croisement, mais uniquement aux images de triangle formées par la torsion et les plis des gamomites rubanés, comme il a été expliqué pour le prostrepsinéma. Les apparences de grains isolés entre les filaments sont dues, cela est pour moi hors de doute, en partie à ces mêmes triangles se présentant sur des tractus d'un gamomite qui sont demeurés invisibles, par suite de leur faible épaisseur, ou pour tout autre motif; et en partie à des images de gamomites plongeant dans la préparation et vus par le bout. Depuis cinquante ans qu'on observe de semblables images, on commet encore couramment la faute d'oublier qu'un filament plongeant vu par le bout se présente comme un point. Je déclare que je ne connais point de noyaux qui soient aussi parfaitement libres de granules que ceux-ci. Depuis plus de six mois que je les étudie, je n'y ai pas rencontré un seul granule isolé, hormis ci et là quelque petit débris de substance

(¹) JANSSENS : *Évolution des auxocytes mâles du Batrachoseps;* La Cellule, t. XXII.

nucléolaire. Et je n'ai pas rencontré non plus de nœuds d'anastomose entre les gamomites. Les gamomites se croisent sans se fusionner; et en fait d'anastomoses entre eux, on ne rencontre que quelques faibles trabécules ou ponts de substance palléale de la nature de ceux que nous avons rencontrés dans le bouquet plectanème, et que nous avons expliqués comme résultant de l'étirement d'une substance visqueuse par la dislocation des gamomites. Et encore ceux-ci sont-ils peu abondants. En un mot, il n'y a jamais de réticules, mais seulement un peloton; le noyau n'est que dictyoïde, pas dictyé. Et à aucun moment les gamomites ne perdent leur indépendance, ni ne se désagrègent en » microsomes « ou granulations quelconques (1).

Pendant tout le stade de strepsinéma, l'auxocyte croît beaucoup, comme on peut le voir en comparant la FIG. **1** avec la FIG. **11**, augmentant de plusieurs fois son volume. C'est en effet ce stade qui correspond au » grand accroissement « de l'auxocyte. Le noyau n'augmente pas de volume dans la même proportion (mêmes figures). Pendant la phase dictyoïde le fond du noyau devient souvent sombre, se chargeant d'une substance apparemment finement pulvérulente, qui se colore un peu par l'hématoxyline ferrique. Souvent cette substance paraît se condenser autour des gamomites, et les obscurcir. Le noyau contient habituellement des nucléoles, souvent assez beaux, jusqu'à quatre en nombre. Le Nebenkern augmente de dimensions en même temps que la cellule; et l'on voit paraître dans le cytoplasme des grains sidérophiles, quelquefois assez gros, entourés d'une aréole claire, FIG. **14** et **15**. On peut souvent compter une demi-douzaine ou plus de ces formations.

Le stade de strepsinéma doit être le plus prolongé de toute la spermatogénèse. Car les cellules qui se présentent en ce stade sont plus nombreuses que celles de n'importe quel autre stade. Et de toutes les phases du strepsinéma, c'est la phase dictyoïde qui paraît être la plus prolongée.

4. Brachynéma.

Par brachynéma j'entends, selon ce qui a été dit § 1, le stade pendant lequel les dyades strepsinématiques passent à l'état de dyades ou de tétrades

(1) Les observations de L. Soòs (*Spermatogenesis Helix arbustorum*; Annales Musei Nationalis Hungarici, t. VIII, 1910), concernant ce stade chez l'*H. arbustorum*, ne sont donc pas acceptables pour moi.

diacinétiques, donc le stade de passage entre le strepsinéma et la diacinèse, faisant la fin de l'un et le début de l'autre.

Nous avons vu que la phase dictyoïde du strepsinéma résulte d'un processus d'allongement des gamomites. Après qu'elle a duré quelque temps, elle passe graduellement au brachynéma, au moyen d'un processus de *raccourcissement*, FIG. **13**, **14** et **15**. Le fond du noyau, assombri pendant la phase dictyoïde, s'éclaircit, FIG. **13**, et les gamomites commencent à se contracter, devenant en même temps plus épais et plus courts. Ce phénomène est peut-être déjà indiqué dans une ou deux des dyades de la FIG. **11**. Bientôt la plupart des dyades sont raccourcies au point qu'on peut les poursuivre sur toute leur longueur, et constater qu'elles se terminent par deux bouts libres, FIG. **11** et **13**. En même temps il devient assez évident que les gamomites raccourcis sont groupés par paires ; ce qui sort du strepsinéma dictyoïde, ce ne sont pas des éléments isolés et épars, mais des paires d'éléments, des dyades. Et l'on entrevoit en même temps que ces dyades se débrouillent de l'enchevètrement dictyoïde en montrant au moins de très fortes traces de la forme et de l'orientation qu'elles avaient en entrant dans la disposition strepsinématique. On trouve des indices de ce fait dans les FIG. **11** et **13**. Dans beaucoup de noyaux le fait est bien plus évident que dans ces figures, mais j'ai dû renoncer à en reproduire à cause de la difficulté du dessin.

Les gamomites se contractant de plus en plus, FIG. **14**, **15** et **16**, le brachynéma passe à l'état de noyau diacinétique, qui fait suite au noyau de la FIG. **16**, ou, si l'on veut, dont cette figure représente une des premières phases.

On peut reconnaitre deux facteurs dans la contraction des gamomites : un épaississement et un enroulement. Les portions des rubans qui sont en train de se contracter, deviennent plus épaisses et plus larges, et par cela même plus courtes; et d'un autre côté elles s'enroulent sur leur axe, mêmes figures.

Nous avons vu que pendant tout le strepsinéma les gamomites sont tordus sur leur axe ; au stade brachynéma ils deviennent encore plus étroitement enroulés sur eux-mêmes.

La contraction ne se manifeste pas nécessairement sur toute la longueur d'un gamomite à la fois, mais peut débuter par l'une ou l'autre de ses extrémités, ou par une région intermédiaire, FIG. **18**, **19**, **20**, et de là gagner graduellement le reste du gamomite. Et elle ne procède pas tou-

jours, ni même le plus souvent, *pari passu* dans les deux gamomites d'une dyade, mais peut être beaucoup plus avancée dans l'un que dans l'autre.

Les gamomites sortent du strepsinéma en montrant la forme aplatie qu'ils avaient en entrant en ce stade. Ils la montrent même d'une manière plus étendue. Car alors que pour les éléments du prostrepsinéma nous pouvions seulement dire qu'ils montraient nettement la forme rubanée par places, il semble qu'on peut dire que les éléments du brachynéma sont en général des rubans sur toute leur longueur, et ne font que par places l'impression d'être cylindriques, FIG. **17** et suivantes.

Ce qui est plus difficile, c'est de décider s'ils sont non seulement rubanés, mais divisés en long. Dans quelques cas rares et difficiles, FIG. **18**, à droite, au-dessous du croisement supérieur, j'ai constaté assez nettement ce qui paraîtrait être une division longitudinale authentique. Mais je n'ai pu trouver de gamomites certainement divisés selon toute leur longueur qu'à la fin du stade brachynéma, ou, si l'on aime mieux, à la diacinèse même, comme nous le verrons plus loin. Je pense que l'état contracté des éléments peut suffire à masquer une division, même là où elle est achevée; et que probablement elle ne s'achève en général qu'à la fin du brachynéma. C'est-à-dire que la division ne s'achève que sur des éléments qui sont arrivés à un degré avancé de contraction — ce qui est du reste ce qui se vérifie pour les cinèses somatiques en général.

Il semble qu'on doit admettre — quoiqu'il ne soit pas possible de vérifier le fait pour tous les cas — que les gamomites sortent du strepsinéma enlacés par paires. Mais ces paires ne montrent pas du tout autant de croisements de leurs éléments que les anses plectanèmes. Elles en montrent de un à trois ou quatre, FIG. **17** et **18**. Et il semble que le nombre se réduit bientôt à un ou deux. Il semble aussi que toutes les formes si variées des dyades (ou tétrades) brachynématiques ou diacinétiques peuvent se ramener à un seul schéma, celui d'une dyade à gamomites *croisés*. Et que si les gamomites ne se croisent qu'une fois, la dyade prendra plus tard la forme d'une croix, FIG. **30** à **40**, si le croisement a lieu *vers le milieu* des gamomites. Et elle prendra la forme d'un rouleau avec un espace clair en son milieu, FIG. **41** à **44**, si le croisement a lieu vers *une extrémité* des gamomites, et que ceux-ci se redressent par la suite de façon à se trouver l'un sur le prolongement de l'autre, — ce qui donne une dyade à éléments aboutés, end to end. Si les gamomites se croisent *deux fois*, près de leurs extrémités, FIG. **18** à **23**, la dyade prendra plus tard la forme d'un anneau,

FIG. **24** à **29**. L'anneau sera à deux chatons, FIG. **25** à **27**, si la divergence des bouts au-delà du croisement se maintient. Il sera à un seul chaton, si cette divergence ne se maintient qu'à une extrémité de la dyade, et qu'à l'autre les bouts libres, se rectifiant, viennent à s'abouter, FIG. **28** et **29**. Et il sera sans chaton si, aux deux extrémités de la dyade, les bouts libres se rectifient et viennent à s'abouter, end to end.

En tout cas il me semble qu'on doit admettre que les branches de ces dyades ne sont autre chose que les gamomites du strepsinéma raccourcis. En conséquence, l'interprétation que j'en ai donnée (« Les cinèses spermatogénétiques », pp. 229 et 230) qu'elles sont formées par la „ scission longitudinale » de « tronçons » d'un élément chromatique, ne peut plus être admise.

Des anneaux à chatons, très semblables à ceux de l'escargot, ont été décrits dans beaucoup d'autres objets. Bon nombre des auteurs qui les décrivent paraissent considérer les bouts libres ou oreilles (*anglice* lugs) des chatons comme formés par l'*écartement* ou divarication (turning outwards) des bouts de deux gamomites (ou selon quelques-uns, moitiés transversales de chromosomes), ces éléments ne montrant pas de croisement, mais étant parallèles ou se rapprochant selon deux courbes jusqu'au niveau du point de divarication. Tels, par exemple, les anneaux de l'orthoptère *Brachystola*, reproduits, d'après SUTTON, par GRÉGOIRE, dans sa revue « Les cinèses de maturation »; La Cellule, t. XXVI, p. 227. Je n'ai rien à dire concernant cette interprétation appliquée à ces objets, que je ne connais pas personnellement; mais je dois dire que je ne la trouve pas entièrement admissible pour les anneaux de l'escargot. Car je trouve que les oreilles de ces anneaux sont toujours formées par un *croisement* des deux branches de la dyade, et non par un simple retroussement de leurs extrémités. Ce croisement peut être simple, FIG. **22** à **25**. Ou, si les gamomites sont déjà divisés en long, il peut être complexe; c'est-à-dire que chacun des schizomites [1] de chaque gamomite se séparera de son compagnon pour aller se croiser avec un schizomite correspondant de l'autre gamomite, FIG. **27** à **29**. Les chatons sont des chiasmas.

Je me permettrai cependant de faire remarquer, au sujet de l'interpré-

---

[1] Je propose d'appeler *schizomites* les moitiés produites par la division longitudinale (*Mitochisis* de FLEMMING) d'un chromosome. Ce terme est plus court que « moitié longitudinale du chromosome », et, indiquant la provenance des éléments, il nous permet de distinguer nettement et brièvement entre gamomite et schizomite.

tation des chatons comme des divarications, qu'il est très facile de se tromper en regardant des images de croisements de filaments. Car là où deux filaments se croisent, l'éclairage est faussé, et il se produit souvent au point de croisement tantôt une tache brillante, tantôt un obscurcissement, qui empêche de s'assurer de la continuité de direction des filaments.

Il semble donc que l'on doit admettre que les formations chromosomiques de la diacinèse résultent de la contraction des dyades strepsinématiques ; et que leurs formes particulières (croix, rouleaux, anneaux avec ou sans oreilles) sont l'expression de divers modes de transformation des *chiasmas* qui caractérisent ces dyades pendant le strepsinéma.

Mais ce n'est pas tout. Un examen attentif fait voir dans les formations brachynématiques avancées des apparences qui suggèrent qu'elles ne sont plus de simples dyades, mais des dyades à éléments divisés, des tétrades ou des dyades en voie de devenir des tétrades. Chacune des » branches « — selon l'expression de GRÉGOIRE — des anneaux paraît souvent, FIG. 18 et suivantes, être composée de deux filaments enroulés. Les rouleaux paraissent toujours, FIG. 41 à 44, être composés de deux » branches « aboutées réunies par un pont clair, et constituées chacune de deux filaments enroulés. Et les croix, FIG. 30 à 40, paraissent certainement montrer deux branches dont chacune est composée de deux éléments, soit enroulés, FIG. 30 à 39, soit parallèles, FIG. 40.

Il semblerait que ces apparences se laissent expliquer de trois manières :

A) Les branches ne seraient pas composées chacune de deux filaments, mais d'un seul filament étroitement enroulé sur lui-même. C'est une explication qui serait à première vue acceptable pour les rouleaux et pour les anneaux; car il est fort difficile dans ces petits objets de distinguer un filament étroitement pelotonné de deux filaments enroulés. Mais les croix, FIG. 35 36. 37, 39, ne se laisseraient pas aisément expliquer ainsi; car là il semble souvent que l'on constate dans l'un des deux bras deux éléments presque parallèles, disposition qui paraît devoir exclure toute illusion d'optique ;

Ou B) les gamomites en se contractant se divisent en long (mitoschisis), et les branches sont composées chacune de deux schizomites;

Ou enfin C) les gamomites en sortant du strepsinéma, ou plus tard, se divisent transversalement, et les deux branches des formations brachynématiques sont composées chacune d'une moitié transversale (métamérique)

de *chaque* gamomite — ce qui donnerait aussi dans chaque branche deux filaments, mais d'une autre provenance.

Cette dernière manière est admise pour divers objets par des observateurs consciencieux. On peut lire dans la revue critique de GRÉGOIRE (1) une longue liste d'auteurs, d'après lesquels les cordons chromatiques du stade qui précède la diacinèse prendraient la forme d'anses et rapprocheraient leurs deux branches qui, longitudinalement divisées ou non, deviendraient les deux branches des chromosomes diacinétiques. Quelques-uns de ces auteurs décrivent une segmentation transversale de ces anses à leur sommet, ce qui donnerait à ces chromosomes deux branches libres. Quelques-uns même font remonter cette segmentation transversale jusqu'au stade des anses « pachytènes ».

Voici, par exemple, de quelle façon la chose est décrite pour les orthoptères par MC CLUNG (2) : Au stade de « spirème » le noyau contiendrait des chromosomes allongés, longitudinalement divisés en deux « chromatides ». Au milieu de chaque chromosome les chromatides s'écarteraient l'un de l'autre, laissant entre eux un espace en forme de losange (diamond-shaped space). Cet écartement s'accentuant, les chromatides se briseraient à ce niveau, et il en résulterait un chromosome quadripartite. Quant aux anneaux, ils seraient formés par l'écartement l'une de l'autre, dans leur région moyenne, des moitiés transversales résultant de cette segmentation. Et le chaton de ces anneaux (il n'admet apparemment qu'un seul chaton) ne résulterait pas d'un croisement de bouts « libres » (« free ends »), mais d'une divarication des chromatides segmentés au niveau du point de segmentation. D'où il résulterait que le chaton marquerait toujours le centre du chromosome originel. Les fibres fusoriales seraient insérées sur le chaton.

Or, l'on trouve chez l'escargot des apparences qui pourraient être invoquées à l'appui de cette manière de voir. Certains chromosomes brachynématiques (les rouleaux) montrent en leur milieu un espace clair comparable à l'espace en losange de MC CLUNG. D'autres peuvent suggérer un repliement dans le sens de MC CLUNG. Pour ce motif et d'autres, il est désirable d'examiner avec quelque détail les diverses formes sous lesquelles les dyades

(1) GRÉGOIRE : *Les cinèses de maturation;* La Cellule, t. XXVI, p. 310.

(2) MC CLUNG : *The spermatocyte divisions of the Locustidae;* The Kansas University Science Bulletin, sept. 1902.

brachynématiques se présentent, et essayer d'établir laquelle des trois manières de formation indiquées plus haut paraît la plus probable.

Il conviendra de commencer par les anneaux, qui sont la forme à laquelle aboutissent toujours, à ce qu'il semble, les gamomites les plus gros.

5. Les anneaux.

La FIG. **45** représente un anneau à chatons définitif. Il est entièrement définitif, vu qu'il a été pris dans une couronne équatoriale achevée. Il est vu par la tranche, les deux chatons se présentant en profil de chaque côté comme deux boutons allongés. Il est incontestable que les anneaux définitifs de cette sorte dérivent directement, par condensation, des anneaux brachynématiques avancés des FIG. **25** et **26**. Il est également évident que ceux-ci dérivent directement des dyades à deux chiasmas des FIG. **18**, **19** et **23**. Ces dyades dérivent à toute évidence des dyades brachynématiques des FIG. **13**, **14** et **15**. Or, ces dyades, nous l'avons vu, sont composées, selon toutes les probabilités, de deux gamomites strepsinématiques raccourcis. Il n'y a rien qui suggère que leurs deux branches représenteraient deux moitiés transversales (métamériques) d'un filament strepsinématique, rapprochées par un repliement et mises en liberté par une segmentation transversale. On ne voit dans les éléments *strepsinématiques* rien qui rappelle l'espace en losange de Mc CLUNG, rien qui suggère un repliement ni une segmentation.

La manière C doit donc être écartée par défaut de témoignages; et nous devons admettre que les deux branches des anneaux ne sont autre chose que les deux gamomites qui sont entrés dans le strepsinéma. Et cela doit être admis également pour les dyades plus petites, les croix et les rouleaux. Car pour elles rien ne suggère non plus que leurs branches représenteraient des moitiés métamériques d'une anse strepsinématique. Il reste à savoir si nous devons admettre que ces branches sont composées d'un seul ruban enroulé (manière A), ou de deux schizomites (manière B).

Un examen attentif des dyades brachynématiques peu avancées à deux chiasmas fait voir que leurs branches peuvent bien être composées de deux schizomites, sinon séparés du moins individualisés. J'entends par là, composées d'un ruban différencié en deux moitiés longitudinales (antimériques), encore réunies le long de l'axe par un feuillet non différencié. Ainsi dans la FIG. **18** les branches sont apparemment composées en bas, dans leur

partie mince, jusqu'à mi-hauteur environ, d'un seul ruban enroulé. Mais vers le haut, là où elles montrent une épaisseur plus de deux fois aussi forte, elles me paraissent être composées de deux filaments enroulés (pas nécessairement séparés, mais du moins individualisés). Cela me paraît aussi être le cas pour les moitiés supérieures des gamomites de la FIG. 19 (1). Dans la dyade de la FIG. 20 il est facile de voir que la branche droite est fortement tordue, mais il n'est pas possible de dire si elle est composée de deux fibres ou d'une seule. La branche gauche est aussi très tordue, et très contractée vers le milieu. Là, elle paraît être composée de deux fibres, mais cela n'est pas absolument certain. Il est cependant certain qu'au niveau du coude qu'elle fait en haut elle est fendue en deux; et le bras qui de ce coude passe à droite parait être composé de deux fibres tordues ensemble. Dans la dyade de la FIG. 21, je vois indistinctement et d'une façon incertaine deux fibres sur toute la longueur des branches, et certainement deux à l'extrémité du petit bras qui passe à droite au-dessus du chiasma supérieur.

Dans la dyade de la FIG. 22, qui est plus fortement contractée que les précédentes, je crois voir deux filaments dans chaque branche; mais je les vois si peu nettement que j'admets que cette figure pourrait être invoquée à l'appui de la manière A presque aussi bien qu'à l'appui de la manière B. Ce manque de netteté est caractéristique des coupes insuffisamment décolorées (2). La dyade de la FIG. 23, qui provient de la même colonie, est dans le même cas (3). Dans la dyade de la FIG. 24 il me semble certain qu'il y a deux filaments dans chaque branche, quoique je ne puisse pas dire que je les vois nettement. C'est de nouveau l'apparence que donne une décoloration insuffisante. L'oreille la plus longue du chiasma est nettement bifide. La dyade de la FIG. 25 ne montre sur toute la longueur de ses branches en-dessous du chaton supérieur qu'une torsion prononcée; mais les deux oreilles de ce chaton se montrent bifides, celle de gauche très nettement. Dans la dyade de la FIG. 26, on ne voit qu'une torsion très serrée dans les deux branches; mais les deux chatons se montrent nettement com-

(1) On remarquera qu'à partir du chiasma supérieur les gamomites sont plats, et ne paraissent plus être tordus, mais rectilignes, à contours unis; c'est-à-dire que déjà les deux oreilles d'un chaton se sont complètement formées à cet endroit.

(2) A noter dans cette figure que l'oreille droite du chiasma supérieur est aplatie et rectiligne, comme dans la FIG. 19. Les deux branches, du reste, paraissent plates, et non à section circulaire, dans toute leur longueur.

(3) A noter ici aussi que les deux branches sont aplaties et rectifiées au niveau du chiasma supérieur; et que la plus large des deux oreilles montre une ligne axiale claire.

posés chacun de deux fibres parallèles. Dans l'anneau de la FIG. **27**, je ne vois qu'une torsion très serrée sur toute la longueur des branches jusqu'au niveau des épaules qui se montrent au-dessous du chaton supérieur. A ce niveau, les branches sont fendues chacune en deux filaments qui se rendent l'un à l'oreille supérieure et l'autre à l'oreille inférieure du chaton. Je crois que ces filaments se croisent dans les oreilles avec les filaments correspondants du gamomite opposé. Il y aurait donc ici un chiasma, non des gamomites entiers, mais des filaments produits par la fission de leurs bouts, une décussation double de schizomites. Le chaton inférieur est formé par les bouts des deux gamomites simplement passés l'un autour de l'autre.

La FIG. **28** représente un anneau à un seul chaton. Il me parait indubitable que chaque branche de cet anneau est composée de deux filaments enroulés. Je ne puis dire s'ils sont entièrement libres, ou réunis par un feuillet axial. Les branches sont plates, et non à section cylindrique, et se présentent tantôt de face tantôt par la tranche. Le chaton est formé par les deux bouts supérieurs des branches simplement passés l'un autour de l'autre. L'oreille supérieure du chaton est rectiligne, comme dans les FIG. **19**, **22**, **23**. Je n'ai pas pu m'assurer si l'oreille inférieure, dirigée vers la lumière de l'anneau, l'est également. En bas, au lieu d'un chaton se trouve un petit anneau qui rappelle l'espace en losange des auteurs. Il paraît qu'ici les bouts, très effilés, des deux filaments de chaque branche se sont écartés en fourche, et qu'ensuite chacun d'eux s'est *enroulé* autour du filament correspondant de la branche opposée. Ce petit anneau serait donc l'ébauche d'une soudure par ce que les marins appellent une épissure (ang. splice, all. Splissung). La FIG. **29** représente un anneau qui est (pour le moment du moins) sans chaton. Ses deux branches me paraissent être certainement, quoique indistinctement, formées chacune de deux fibres tordues. On voit en bas une fenêtre ou espace vaguement en losange comparable au petit anneau de la FIG. **28**. En haut, on voit que dans chaque branche les deux fibres se » décommettent «, c'est-à-dire s'écartent l'un de l'autre, l'une d'elles se rendant vers l'extrémité de la branche opposée, ou elle se croise avec la fibre correspondante de cette autre branche. Donc ici de nouveau une ébauche d'épissure, ou d'une soudure par décussation de deux des quatre schizomites de l'anneau.

En tenant compte de toutes mes observations, je pense qu'il faut admettre que chaque branche des anneaux est composée de deux schizomites, soit achevés soit ébauchés, et non d'un gamomite rubané entièrement

indivis et simplement enroulé. On peut admettre que le gamomite, qui est certainement un ruban depuis le stade de prostrepsinéma, est maintenant un ruban qui s'est épaissi en ourlet le long de ses bords, et aminci le long de son axe, de façon à former deux filaments réunis par une membrane. Il faut admettre qu'au niveau des chiasmas, c'est-à-dire des chatons ou des fenêtres en losange, ces filaments se montrent souvent non seulement individualisés, mais séparés. Et puisque cette individualisation n'est pas apparente pendant le stade de strepsinéma [1], il faut conclure que *pendant le stade de brachynéma* les gamomites entrent en mitoschisis, les schizomites résultants demeurant tantôt anatomiquement réunis, et tantôt devenant libres; comme ils le sont certainement au niveau des fenêtres en losange et des chiasmas comme ceux de la FIG. 29.

6. Les croix.

L'étude des dyades en croix mène à une conclusion semblable.

La croix représentée dans la FIG. 30 provient de la même colonie que la dyade de la FIG. 18, et représente en conséquence une dyade à un stade de contraction peu avancée. Il semble à première vue qu'elle est composée de deux branches presque droites, simplement superposées et se croisant vers le milieu à angle droit. Cependant il me parait certain qu'elle est composée de deux branches, aa^2 et bb^2, coudées en équerre et passées l'une autour de l'autre en demi-nœud à l'angle des équerres [2]. Ces deux branches sont apparemment renflées en massue à leurs extrémités; mais cela est en partie une apparence due à leur très étroit enroulement sur elles-mêmes à ces endroits. Entre les massues et le point de croisement elles paraissent être formées d'un seul ruban enroulé, très attenué au niveau du chiasma même. Dans les massues, je crois voir des indices de duplicité. Mais tout ce que l'on peut dire avec certitude, c'est que les branches sont des rubans enroulés, et que vers leurs extrémités elles peuvent être fendues. La manière d'être de ces branches étant essentiellement identique à celles des

(1) Je crois en avoir vu des cas dans des gamomites du strepsinéma, mais il est peut-être plus prudent de ne pas en tenir compte.

(2) J'appelle « demi-nœud » la « passe » que les marins appellent ainsi; par exemple. la première passe que l'on fait en formant un nœud de cravate. Les chiasmas en demi-nœud sont très répandus.

branches des dyades dont la FIG. 18 est un exemple, il faut conclure que comme celles-ci elles représentent des gamomites du strepsinéma raccourcis. La manière C doit donc être écartée ici aussi; mais l'image ne nous permet pas de décider entre la manière A et la manière B.

Le FIG. 31 est prise dans une colonie au même stade que celle de la FIG. 30, et de la même préparation. Elle paraît à première vue être composée de deux branches à flexure sigmoïde croisées vers le milieu par simple superposition. Mais ici aussi je me suis assuré qu'elle est composée de deux branches, *aa'* et *bb'*, pliées presque en équerre et passées l'une autour de l'autre en demi-nœud comme celles de la FIG. 30. Le bras inférieur, *b'*, est nettement composé de deux filaments; et le bras supérieur, *a*, l'est également. Je pense qu'il faut admettre que dans ces deux bras il y a des schizomites déjà formés sinon séparés. Les bras *a'* et *b* ne sont pas analysables.

La FIG. 32 représente une croix qui se trouve dans le même noyau que l'anneau de la FIG. 28, donc à un stade de contraction plus avancé. Il est ici tout à fait évident que les deux branches sont passées l'une autour de l'autre, en demi-nœud, et non pas simplement superposées. On remarquera que l'une des branches est beaucoup plus longue que l'autre; c'est un fait très commun. Chacune des branches est évidemment une bande et non un cordon cylindrique. La plus courte me paraît certainement être composée de deux filaments. La plus longue pourrait à la rigueur n'être qu'une bande indivise enroulée sur elle-même.

La FIG. 33 représente une croix semblable quoique plus trapue. Elle est prise dans une colonie au même stade environ, celle qui a fourni les FIG. 25 et 26. J'ai cru d'abord qu'elle était composée d'une branche sigmoïde *a'b* superposée à une branche droite *ab'* et je l'ai dessinée ainsi une première fois. Je me suis assuré par la suite qu'en réalité elle est composée des deux branches *aa'* et *bb'* passées l'une autour de l'autre. Le bras *b'* est nettement composé de deux fibres. Dans le bras *b*, ainsi que dans toute la branche *aa'*, on aperçoit une forte torsion, mais on ne peut que soupçonner une division en deux éléments.

La FIG. 34 est une croix très robuste d'une autre colonie de la même préparation que celles des FIG. 30, 31 et 32, et d'un stade un peu plus avancé. Les deux branches sont crochées ensemble de la même manière que celles de ces figures. Le bras *a* montre certainement deux fibres, et le bras *b* est bifide. Ce bras est aplati et rectiligne, et tout à fait semblable à

l'oreille supérieure du chaton de la FIG. 28. On reconnaît sans autre que les deux bras courts sont l'homologue d'un chaton d'anneau. Dans le bras inférieur, ainsi que dans le petit bras de gauche, je ne puis qu'entrevoir deux fibres. En tout cas il ne s'agit pas ici d'un ruban entièrement indivis et enroulé.

La FIG. 35 provient d'une colonie au stade de la FIG. 14. Cette croix est indiscutablement composée de deux branches *aboutées*. Vers le milieu, l'on voit nettement ces branches se diviser en deux filaments qui s'écartent l'un de l'autre, et vont se croiser (et non pas simplement s'abouter) à leurs extrémités avec les filaments correspondants de la branche opposée. Entre les quatre bouts qui entrent en la formation de ce chiasma, ou de cette ébauche d'épissure, se trouve un large espace clair en losange. Ce chiasma de filaments écartés figure le bras transversal de la croix. Le tout est si clair qu'aucun doute n'est possible; dans le chiasma il y a des bouts croisés, et non un simple écartement de filaments continus. Dans le bras vertical, j'entrevois en bas deux fibres enroulées; en haut je les soupçonne, mais à la rigueur la branche pourrait être composée ici d'un seul ruban tordu sur son axe. Avec une définition imparfaite le croisement des quatre bouts aux extrémités du bras transversal n'est pas visible, et l'on peut croire qu'on a devant soi un petit bras continu, composé d'une travée plate et trouée posée sur le bras vertical.

Dans la croix de la FIG. 36 (même préparation, et même stade) on voit nettement deux filaments sur toute la longueur du bras vertical; mais ces filaments peuvent être réunis par une substance intermédiaire; ils en ont même bien l'air en haut. Dans le bras transversal on aperçoit aussi (à condition d'un éclairage parfait) la décussation des quatre bouts de ces filaments et l'espace en losange formé par leur écartement.

La petite croix de la FIG. 37 s'explique exactement de la même façon que la FIG. 36. Ici les branches originelles, que l'on voit tordues, mais inanalysables, sont devenues plus courtes que le bras formé par la décussation de leurs extrémités aboutées. Cette décussation est sur les limites de la résolution microscopique.

La croix de la FIG. 38 montre nettement chacune de ses deux branches composée de deux fibres *indépendantes*. On peut voir que ces fibres sont plates. Celle qui est marquée *a*, se montre de face en bas. En passant au-dessous de celle qui est marquée *b*, elle tourne sur son axe et se montre par la tranche, et remonte ainsi jusqu'à ce qu'elle rencontre la fibre *d* de l'autre branche, et se croise avec elle. La fibre *b* se présente en

bas par la tranche, puis contourne la fibre *a* et remonte à gauche en se présentant de face, pour se croiser ensuite avec la fibre *c* de l'autre branche. La fibre *c* se présente en haut de face, et au moment où elle passe au-dessous de la fibre *d* se tourne pour se présenter par la tranche, et en cette position se croise dans le chiasma avec le bout de *b* qui se présente de face. La fibre *d* se présente en haut et à droite de profil, et au moment de passer sous *c* se tourne de face, et en cette position se croise dans le chiasma avec *b*. Les fibres de chaque branche étant selon toutes les apparences indépendantes l'une de l'autre, il semble qu'il n'y a pas lieu ici d'user de la précaution d'appeler cette croix une dyade, et qu'il faut dire qu'elle est une tétrade authentique.

Il se peut que le lecteur trouve étrange que j'ai appelé cette figure une croix. Je l'ai fait parce qu'en la regardant d'une certaine manière, tant dans le dessin que dans la préparation, le chiasma vient à donner parfaitement l'impression d'un bras horizontal de croix.

La FIG. 39 provient d'une colonie qu'on peut dire en diacinèse, les chromosomes ayant presque acquis leurs formes définitives et étant tous situés à la surface du noyau. Le bras vertical de cette croix est certainement composé de deux fibres enroulées, et non d'un ruban indivis enroulé. Le bras transversal est visiblement composé de deux éléments sinon de quatre; mais je n'en ai pas pu analyser les détails avec certitude. Il me paraît devoir être formé par un chiasma comme ceux des FIG. 35, 36 et 37.

La FIG. 40 représente une croix beaucoup plus condensée que les précédentes. On voit vaguement que le bras vertical est double, et l'on voit avec certitude que le bras transversal est formé à gauche par un chiasma. Il n'y a pas de doute pour moi que cette croix ne résulte de la condensation d'une dyade comme celles des FIG. 35, 36 et 37.

Le résultat qui se dégage de l'étude des croix est donc qu'elles sont formées par deux branches, soit simplement passées en demi-nœud l'une autour de l'autre, soit aboutées en un chiasma complexe; et que chacune de ces branches est composée de deux schizomites, soit achevés soit ébauchés, et non d'un seul gamomite indivis enroulé. De plus, il paraît probable que dans bien des cas les schizomites sont non seulement individualisés, mais actuellement séparés dans toute la longueur des branches; et que les apparences de ruban indivis ne sont dues qu'aux difficultés de l'observation. Quelques-unes de ces croix en tout cas sont des tétrades formelles. Et tout paraît indiquer que ces tétrades dérivent des dyades strepsinématiques

par une mitoschisis survenant au cours de la contraction brachynématique. L'analyse des bras transversaux montre que ces formations sont toujours des chiasmas de bouts libres, et non des soulèvements de la région moyenne de chromosomes continus.

7. Les rouleaux.

Je réunis sous cette rubrique diverses formations cylindriques, soit droites, soit coudées, soit légèrement courbées, soit fortement courbées en U, FIG. **41** à **44**. Celles d'entre elles qui sont droites ou peu courbées correspondent sans doute à ce que dans d'autres objets les auteurs appellent des bâtonnets. Je ne puis me résoudre à les appeler ainsi, car ici elles ne ressemblent pas du tout à des bâtonnets; toujours on voit immédiatement qu'elles sont des éléments *enroulés*. Par rouleaux j'entends donc des formations chromosomiques qui sont manifestement enroulées, et qui, si elles sont courbées, ne le sont pas au point d'être devenues des anneaux.

La FIG. **41** représente un rouleau droit, de taille moyenne, qui se trouve dans une colonie en fin de brachynéma ou commencement de diacinèse, les dyades ayant presque achevé leur évolution et étant situées toutes à la surface du noyau. Ce rouleau est indiscutablement composé de deux branches aboutées, et non d'un cylindre continu foré d'un trou en son milieu. Chacune des branches fait voir deux filaments enroulés. Vers le milieu du rouleau, on voit nettement ces filaments s'écarter l'un de l'autre et se croiser par leurs bouts avec ceux de la branche opposée, formant ainsi un chiasma complexe entourant une lumière en losange, comme dans les FIG. **35**, **36** et **37**. Si ce chiasma était plus développé, on aurait une croix comme celles de ces figures. Ce rouleau est donc une tétrade-croix à bras transversal très peu développé.

La FIG. **16** est un noyau entier de la même colonie, contenant, avec quelques croix mal définies, surtout des rouleaux. La formation marquée *a* dans la figure est un rouleau coudé. Il est évidemment composé de deux branches aboutées, et non d'un cylindre continu étranglé à l'angle du coude. La branche de gauche montre assez nettement deux filaments enroulés; celle de droite en montre vaguement deux. L'angle du coude représente certainement un rudiment d'épissure dans le genre de celles des FIG. **35**, **36** et **37**.

La FIG. **42** représente un rouleau coudé d'un autre noyau de la même colonie. Ce rouleau aussi est certainement composé de deux branches aboutées, et ces branches se montrent certainement, quoique indistinctement, composées chacune de deux filaments enroulés. Au coude, on voit une lumière en losange. La limite gauche de cette lumière est formée par le croisement de deux bouts de filaments provenant des deux branches. La limite droite est formée par un pont qui n'est pas analysable, mais qui doit être certainement la coupe optique d'un chiasma semblable. Je crois, mais je n'ose l'affirmer positivement ni me hasarder à le dessiner, que le chiasma de gauche est un croisement *en demi-nœud*, les filaments étant passés l'un autour de l'autre, et non pas simplement superposés.

La FIG. **43**, prise aussi dans la même colonie, représente un rouleau courbé. Chacune de ses deux branches est certainement composée de deux filaments enroulés. Aux extrémités du rouleau, ces filaments s'écartent l'un de l'autre, de sorte que les extrémités sont nettement bifides. Au milieu, les filaments de chaque branche s'écartent aussi l'un de l'autre, et se croisent avec les filaments correspondants de la branche opposée. Du côté convexe de ce chiasma, on voit nettement que les bouts des filaments opposés *se croisent*, produisant ainsi une ébauche d'oreille de chaton. Il est évident qu'on a affaire à un aboutement de deux rouleaux, et non à un repliement d'un rouleau continu avec soulèvement de ses filaments constitutifs au niveau du repliement.

La FIG. **44**, toujours de la même colonie, représente un rouleau en U. Au sommet on voit, très difficilement, deux filaments se croisant en un chiasma à bouts libres. Au-dessous de ce chiasma, on voit un pont qui est évidemment la coupe optique d'un chiasma semblable à bouts dirigés en bas. Les deux branches montrent une forte torsion, mais sont si contractées qu'on n'y distingue pas deux éléments. Mais il n'y a pas de doute que la figure ne doive s'interpréter comme les FIG. **41**, **42** et **43**.

Il est évident que si la courbure de ces deux rouleaux s'accentuait au point d'amener la rencontre des bouts libres, ils deviendraient des anneaux.

Ces rouleaux étant tous typiques, nous arrivons à la même conclusion que pour les anneaux et les croix. Ils ne résultent pas d'un repliement et d'une segmentation, mais d'un aboutement. Ils sont formés de deux branches. Si pour les anneaux et les croix nous avons cru devoir admettre que ces branches peuvent être composées tantôt de deux schizomites, tantôt d'un seul ruban indivis, ici nous devons dire que les branches sont, selon toutes

les apparences, toujours composées chacune de deux schizomites parfaitement individualisés et probablement séparés. Les rouleaux auraient donc le pas sur les anneaux et les croix dans l'évolution de leur structure définitive. C'est peut-être là une conséquence du fait que les rouleaux sont en général plus petits que les anneaux et les croix.

8. La diacinèse et les cinèses maturatives.

A partir du stade de la FIG. **16**, en tout cas, les noyaux sont en pleine diacinèse. Les dyades ou tétrades se contractent encore, la lumière des anneaux et l'espace en losange des croix et des rouleaux s'effacent ou sont seulement perceptibles comme des points un peu plus clairs que le reste dans des cas très favorables. Tous ces éléments sont alors réduits à l'état de petits corps fusiformes ou naviculaires, dans lesquels on peut à peine entrevoir quelques indications de structure. Je crois inutile de donner des figures d'ensemble de ce stade, les figures 37 à 39bis du travail « Les cinèses spermatogénétiques » (1) montrant essentiellement tout ce que l'on y peut voir.

Puisqu'il en est ainsi, on peut penser qu'il serait impossible de décider quels sont les éléments des dyades qui sont séparés par la première cinèse. Cependant, je crois qu'on peut y arriver, du moins avec un degré de probabilité qui équivaut presque à la certitude. Car dans des cas très favorables, on peut établir de quelle façon les dyades se mettent au fuseau et, par conséquent, quels sont les éléments qui sont séparés par l'anaphase.

La FIG. **45** montre un des gros anneaux en position sur une fibre fusoriale. Il est vu presque de profil. On reconnaît sans peine que l'anneau est couché, et non érigé, sur le fuseau ; que ses deux chatons sont situés sur l'équateur de la figure ; et que l'insertion du fuseau se trouve sur les deux branches même de l'anneau. Cette disposition se vérifie sans trop de peine pour beaucoup de gros anneaux. Il en résulte que l'anaphase sépare les deux *branches* de l'anneau, et non pas les schizomites dont elles peuvent être composées. Car pour cela il faudrait que l'anneau fut érigé sur le fuseau, et non couché sur lui comme il l'est.

Et si cela est le cas pour les anneaux, il paraît raisonnable d'admettre

(1) A. BOLLES LEE : *Les cinèses spermatogénétiques de l'Helix pomatia;* La Cellule, t. XIII, 1r fasc.

que c'est aussi le cas pour les dyades plus petites, les croix et les rouleaux. Je crois avoir constaté qu'il en est ainsi, mais pas avec une certitude suffisante pour en faire des dessins. Et nous pouvons conclure, sans trop craindre de nous tromper, que la première cinèse sépare des branches complètes, que celles-ci soient subdivisées en schizomites ou non.

La première cinèse est donc réductrice.

Quant à la seconde, nous savons que les chromosomes de l'intercinèse ne sont autre chose que ces branches, et nous savons aussi (comme je l'ai déjà figuré mais pas décrit dans le mémoire « Les cinèses spermatogénétiques »), qu'ils sont composés de deux moitiés longitudinales. Si les branches ne se sont pas divisées par mitoschisis pendant les stades de brachynéma et de diacinèse, elles achèvent certainement une telle division pas plus tard que pendant la télophase de la cinèse I. Car, pendant toute l'intercinèse on peut constater que les chromosomes sont composés de deux moitiés longitudinales. Il ne reste plus que de savoir si ce sont ces moitiés qui sont séparées par la cinèse II. Or, je ne puis affirmer positivement comme fait d'observation qu'il en est ainsi. Car, pendant les prophases de la cinèse II, les schizomites se contractent beaucoup et se renflent en boule à leurs extrémités, de sorte que tout le chromosome prend la forme d'une paire de haltères coudées en V et étroitement serrées ensemble. Et lorsque le chromosome ainsi constitué est vu en place sur le fuseau, il se présente comme un assemblage quadrilatère de quatre boules, dont on ne peut dire si les deux éléments sont placés en superposition ou en juxtaposition sur le fuseau. En conséquence, on ne peut dire si cet assemblage est dissocié en ses éléments par un dédoublement longitudinal — ce qui donnerait une cinèse équationnelle — ou s'il est coupé transversalement — ce qui donnerait une deuxième division réductionnelle, dans le sens de Weismann.

En conséquence, je retire comme inexacte la description des chromosomes achevés de la cinèse II que j'ai donnée dans « Les cinèses spermatogénétiques », p. 241, et l'assertion qu'ils subiraient à la métacinèse une division transversale.

RÉSUMÉ.

Les gamomites qui se débrouillent du peloton nucléaire des jeunes auxocytes se conjuguent deux à deux, parasyndétiquement. Ces gamomites, quoique étroitement entrelacés, se maintiennent indépendants pendant tout le stade zygoténique. A ce stade — caractérisé par la formation d'un bouquet plectanème — fait suite un stade de strepsinéma, pendant lequel l'étreinte zygoténique se relâche. Pendant ce stade les gamomites s'allongent beaucoup, et par suite de leur allongement et des croisements qu'il détermine le noyau prend un aspect réticulé, et passe à un stade dictyoïde (noyaux dictyés de von Winiwarter). Pendant le stade de strepsinéma, les gamomites s'aplatissent, deviennent des rubans; mais il ne paraît pas qu'ils y subissent une division longitudinale. Pendant tout ce temps les gamomites conservent leur indépendance, et ne s'anastomosent pas avec leurs voisins. Ils ne forment même pas de nœuds les soudant à leurs voisins; on voit bien des apparences de nœuds ou microsomes, mais ce ne sont là que des apparences dues au repliement sur eux-mêmes des gamomites rubanés.

Le stade de strepsinéma synchronise avec le grand accroissement de l'auxocyte. A la fin de ce stade les gamomites se contractent, et sortent du strepsinéma enlacés par paires (dyades) assez semblables à celles du bouquet plectanème. Nous avons considéré cette phase comme un stade à part, sous le nom de brachynéma. Pendant tout ce stade, de même que pendant les stades précédents, les gamomites gardent leur indépendance.

On ne trouve ni pendant le strepsinéma ni pendant le brachynéma les repliements et segmentations transversales pour former les branches des chromosomes diacinétiques qui ont été décrits pour d'autres objets par l'école métasyndétiste.

Il se forme, au cours de la contraction brachynématique, des « chromosomes », soit dyades soit tétrades, de trois sortes : des anneaux, des croix, et des rouleaux (« bâtonnets » des auteurs). Toutes ces formations montrent deux branches. Mais ces branches ne sont pas formées par le repliement ou la segmentation transversale d'un cordon primitivement indivis, mais par l'aboutement des deux gamomites des dyades strepsinématiques. Les formations brachynématiques ne sont donc autre chose que les dyades plectanèmes sous une forme modifiée par la réduction du nombre de leurs

chiasmas, et l'élaboration en nœud ou épissure d'un ou deux de ces chiasmas qui se sont conservés.

Pendant la contraction brachynématique les gamomites ébauchent, et quelquefois achèvent, une mitoschisis, ou division longitudinale en deux schizomites. Dans les anneaux et les croix cette division ne s'achève peut-être qu'au voisinage des points d'aboutement; mais dans les rouleaux elle parait s'étendre à toute la longueur des gamomites, et en faire des tétrades authentiques. Quelques-unes des croix aussi doivent être dans le même cas.

L'aboutement des gamomites pour former les anneaux, les croix, et les rouleaux s'effectue par la formation d'ébauches de nœuds ou épissures réunissant les extrémités des gamomites. Ces nœuds sont simples lorsqu'ils résultent d'un simple chiasma ou croisement des gamomites en passe simple ou demi-nœud, sans écartement des schizomites (grands chatons des anneaux). Ils sont complexes lorsqu'ils résultent du croisement, en chiasma ou en demi-nœud, d'extrémités de schizomites déjà formés et écartés l'un de l'autre à leurs extrémités (tétrades-croix, rouleaux).

L'aboutement de gamomites par chiasma complexe donne lieu à la formation d'espaces clairs en losange semblables à ceux qui dans d'autres objets ont été expliqués comme résultant de l'écartement en leurs milieu des moitiés longitudinales d'une formation cylindrique unique.

Les diverses formes sous lesquelles les gamomites s'agencent ensemble pour former les anneaux, les croix et les rouleaux, ne sont que diverses modifications d'un motif commun — l'élaboration des chiasmas du strepsinéma (et partant du plectanéma même). Le nombre des croisements des gamomites se réduit pendant le stade du strepsinéma, mais il en reste toujours un ou deux qui se transforment en les nœuds ou épissures des dyades brachynématiques. S'il n'en reste qu'un, il en résulte une croix s'il se forme un chiasma complexe puissant; ou un rouleau s'il se forme un chiasma complexe faible. S'il en reste deux, il en résulte un anneau. Cet anneau montrera des chatons ou des aboutements à espace en losange selon que les croisements se développeront en des chiasmas simples (en passe simple ou en demi-nœud), ou en des chiasmas complexes.

La cinèse I sépare les deux chromosomes qui s'étaient conjugués dans le bouquet plectanème. Elle ne sépare pas les schizomites dans lesquels ces chromosomes peuvent s'être divisés. Et elle ne sépare pas non plus des moitiés transversales (métamériques) de tronçons nucléiniens.

Les chromosomes de l'intercinèse ne forment pas un réseau nucléaire,

mais demeurent indépendants à travers toute l'intercinèse. Ils sont composés de deux schizomites, tordus ensemble ou au moins croisés. La cinèse II peut séparer ces schizomites. Mais les images de la couronne équatoriale de cette cinèse ne s'opposent pas à ce qu'elle sépare des moitiés transversales (métamériques) de chacun de ces schizomites. C'est une question qui, actuellement, ne peut être décidée que par l'analogie d'autres objets parfaitement clairs et convaincants.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes les figures, à l'exception des FIG. **5** *et* **45**, *ont été faites d'après des coupes de materiel fixé soit au formol picrique de* BOUIN, *soit à l'alcool acétique au sublimé de* CARNOY *et* LEBRUN, *ce dernier donnant des résultats légèrement meilleurs pour le stade brachynémique. La* FIG. **45** *est d'après une fixation au mélange picro-platin-osmique de* VOM RATH. *La coloration a été faite dans tous les cas à l'hématoxyline ferrique. Il est absolument nécessaire, pour l'étude des dyades brachynémiques, d'employer cette coloration, car aucune autre n'est capable d'en révéler les détails.*

Le lecteur qui désirera contrôler ces figures, devra se servir d'un objectif apochromatique de premier ordre, d'une O. N. de 1.40 *ou au moins* 1.30, *éclairé par un condensateur de premier ordre capable de donner un cône aplanatique égal au moins aux trois quarts de l'ouverture de l'objectif, donc celui de* 0.98 *de* POWELL, *celui de* 1.40 *de* BECK, *ou celui de* 1.33 *de* WATSON. *Et il doit employer toutes les précautions que j'ai détaillées dans mon mémoire sur « L'éclairage et l'emploi du condensateur » (La Cellule, t. XIX, 2me fasc.). Cela est absolument nécessaire; car, sans ces précautions, les détails des formations chromosomiques du stade brachynéma* ne sont pas visibles.

Les FIG. **2** *à* **44** *doivent être considérées comme remplaçant les* fig. 30 *à* 36 *du mémoire « Les cinèses spermatogénétiques ».*

FIG. **1.** Auxocyte au stade de noyau plectanème. × 1500. Ce bouquet ne diffère de celui de la fig. 11 de « La réduction numérique » que par le fait que les gamomites se montrent par places élargis et aplatis.

FIG. **2.** Noyau en prostrepsinéma, les gamomites nettement rubanés par places. × 1500.

FIG. **3.** Prostrepsinéma un peu plus avancé, les gamomites nettement rubanés par places. × 1500.

FIG. **4.** Fin de prostrepsinéma. Ce noyau provient de la même colonie que celui de la fig. 16 du mémoire « La réduction numérique », et se trouve au même stade. Cette figure 16 avait pour but de faire voir la ressemblance superficielle qu'il y a entre un prostrepsinéma et un bouquet lepto-zygotène. En conséquence, en la

dessinant on a choisi surtout des dyades qui montraient bien le parallélisme de leurs éléments plutôt que leurs croisements. La FIG. **4** est plus typique. × 1500.

FIG. **5.** Un ruban transparent tordu sur lui-même. Schéma pour expliquer les images que donnent les gamomites strepsinématiques.

FIG. **6.** Une dyade de prostrepsinéma. × 3000. En *r*, les gamomites nettement rubanés; en *s*, une fente en boutonnière.

FIG. **7.** Une autre dyade du même noyau. × 3000. Mêmes remarques.

FIG. **8.** Dyade d'un autre noyau de la même colonie. État rubané manifeste; deux boutonnières en *s* et *s*. (Le trait de renvoi inférieur a été placé un peu trop bas.) × 3000.

FIG. **9.** Autre dyade de la même colonie. Gamomites rubanés partout. Déroulement très régulier. × 3000.

FIG. **10.** Strepsinéma, vue polaire. Gamomites très allongés, largement écartés; il devient difficile d'y reconnaître des dyades. × 1500.

FIG. **11.** Auxocyte en strepsinéma dictyoïde. La cellule a atteint son maximum de croissance. Fond du noyau foncé. Gamomites devenus excessivement sinueux. × 1500.

FIG. **12.** Portion de calotte très mince d'un noyau au même stade. Les portions dessinées des gamomites ont été nettement suivies sur toute leur longueur. On voit que les apparences de nœuds ou microsomes ne sont dues qu'aux repliements des gamomites rubanés. × 1500.

FIG. **13.** Brachynéma, peu avancé. Il y a encore des traces de l'orientation en bouquet. L'agencement des gamomites en dyades redevient évident. × 1500.

FIG. **14.** Brachynéma plus avancé. Gamomites raccourcis et très tordus sur eux-mêmes. × 1500.

FIG. **15.** Brachynéma encore plus avancé; tous les gamomites très raccourcis et tordus, et clairement agencés en dyades; *n*, un nucléole. × 1500.

FIG. **16.** Fin de brachynéma, ou début de la diacinèse. Dyades très condensées. × 1500. En bas, *a*, la dyade marquée par le trait. × 3000. A droite, *b*, portion d'une anse de bouquet plectanème au même grossissement, pour servir d'échelle pour la comparaison des dimensions des gamomites.

FIG. **17.** Deux dyades d'un noyau au stade de la FIG. **14**, soudées à un nucléole (ou une seule dyade ainsi soudée). × 3000.

FIG. **18.** Dyade d'un noyau au stade de la FIG. **14.** A droite, en haut, apparence de schizomites. En bas, les extrémités des gamomites aboutissent à la membrane nucléaire. × 3000.

FIG. **19** à **23**. Dyades brachynématiques plus contractées, les gamomites se montrant par places divisés en schizomites. × 3000.

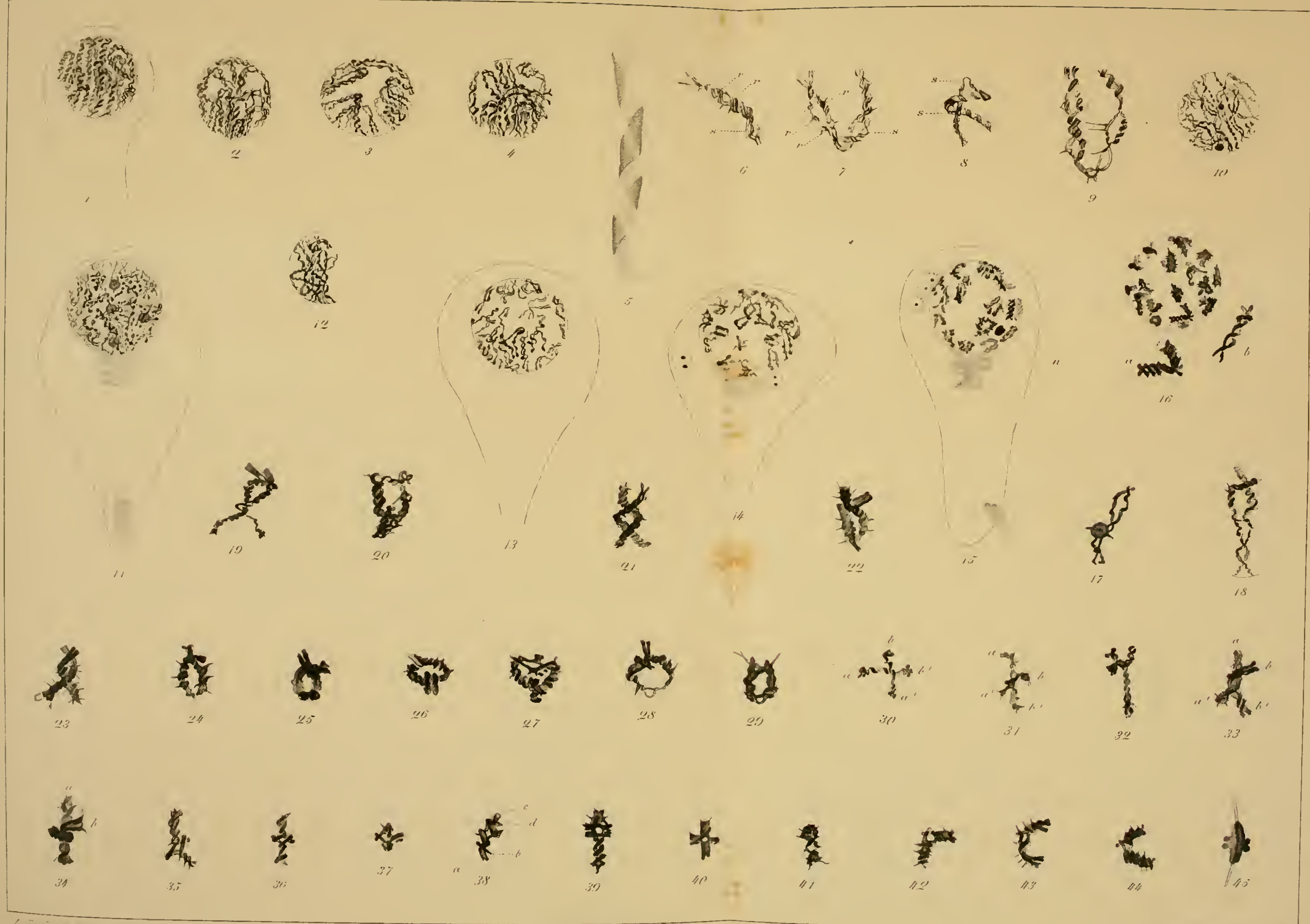
FIG. **24** à **29**. Anneaux brachynématiques. Division des gamomites en schizomites évidente par places. Formation de chatons et chiasmas rhomboïdaux. × 3000.

FIG. **30** à **34**. Croix brachynématiques à chiasma en demi-nœud. Schizomites visibles par places. × 3000.

FIG. **35** à **40**. Croix brachynématiques (ou diacinétiques), à chiasma complexe, à lumière rhomboïdale. Schizomites évidents en plusieurs endroits. × 3000.

FIG. **41** à **44**. Rouleaux brachynématiques (ou diacinétiques), à chiasma complexe, à lumière rhomboïdale. Schizomites évidents partout. × 3000.

FIG. **45**. Anneau définitif en place sur le fuseau. × 3000.



Recherches sur les Coccidies

II. Adelea ovata A. Schneid.

III. Coccidium lacazei Schaud.

PAR

le Dr Paul DEBAISIEUX,
ASSISTANT A L'INSTITUT DE ZOOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 1er juillet 1911.)

Recherches sur les Coccidies.

INTRODUCTION

Il y a quelques mois parut un travail de HARTMANN, dans lequel l'auteur résume ses idées concernant les noyaux des protozoaires, leur structure et leur signification. Les théories du professeur de Berlin se fondent en partie sur les recherches qu'un de ses élèves, JOLLOS (09), fit sur le noyau de l'*Adelea ovata*.

Nous nous sommes rappelé à cette occasion que nous avions fait autrefois une série de préparations d'*Adelea ovata*, et que leur étude superficielle nous avait fait considérer comme problématiques les conclusions du travail de JOLLOS. Nous avons repris l'étude de ces préparations d'une façon plus approfondie, et les résultats que nous avons obtenus, confirmés par un grand nombre de préparations nouvelles, ont largement dépassé nos prévisions.

C'est ainsi que nous avons été amené à refaire l'étude complète de deux coccidies parasites du *Lithobius forficatus* L. : l'*Adelea ovata* SCHNEID. et le *Coccidium lacazei* SCHAUD. Il résultera de l'exposé de cette étude que nous proposons pour les deux espèces un cycle évolutif assez différent de celui qui était admis jusqu'à présent; que, au point de vue cytologique, nous croyons utile de modifier les descriptions et les interprétations récentes de l'évolution nucléaire; et qu'enfin, en ce qui concerne les prétendus phénomènes de réduction chromatique (maturation, épuration nucléaire), nous croyons également pouvoir proposer quelques changements d'interprétation.

De là se déduit aisément le plan de ce travail :

1. Description des cycles évolutifs :

   A. *Adelea ovata* SCHNEID.

   B. *Coccidium lacazei* SCHAUD.

2. L'évolution du noyau.
3. Les phénomènes de réduction chromatique.
4. Résumé et conclusions.

Au début de chacun de ces chapitres, nous résumerons brièvement l'état actuel de la question.

Nous sommes heureux de pouvoir ici exprimer nos sincères remerciements à nos maîtres, M. le professeur Grégoire et M. le professeur Gilson, dont les encouragements et les précieux conseils nous furent d'une très grande utilité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les préparations qui nous ont servi pour ces recherches furent obtenues par coupes et par frottis, soit de l'intestin du *Lithobius forficatus* L., soit des excréments de cet animal.

Le fixateur le plus employé fut le sublimé alcool à chaud. Accessoirement nous avons employé les liquides de Zenker et de Bouin. C'est la solution éosine-azur de Giemsa (traitement par voie humide) qui nous a donné les plus précieux résultats pour la coloration du noyau extra-caryosomien et pour la mise en évidence du caryosome. Nous tenons cependant à faire remarquer que cette méthode, à côté de résultats d'une clarté surprenante, nous a fréquemment aussi conduit à des échecs. Ceux-ci s'expliquent par la difficulté qu'il y a à différencier convenablement des objets de quelque épaisseur.

Les colorations par l'hématoxyline de Heidenhain nous ont donné de bons résultats en ce qui concerne la coloration du centriole dans le caryosome.

La plupart des individus de *Lithobius* que nous avons examinés étaient infectés; et le plus grand nombre l'étaient en même temps par le *Coccidium lacazei* et par l'*Adelea ovata*. Deux préparations précieuses nous ont montré l'infection pure par le *Coccidium lacazei*; une autre, l'infection pure par l'*Adelea ovata*. Elles nous ont permis d'établir avec certitude nos schémas d'évolution. Dans d'autres cas, plus nombreux, l'une des espèces infectantes était beaucoup plus abondante que l'autre. Les préparations de ce genre nous furent très utiles pour contrôler et préciser les résultats.

I. DESCRIPTION DES CYCLES ÉVOLUTIFS.

Schaudinn (00), dans sa magistrale étude sur le *Coccidium schubergi*, a résumé et coordonné les études antérieures sur les *Coccidies* du *Lithobius*. Il a introduit la lumière dans la synonymie qui, avant ses recherches, constituait un fouillis presque inextricable. Nous adopterons sa nomenclature.

A. Adelea ovata A. Schneid.

État de la question.

L'*Adelea ovata* a été étudié par Schaudinn et Siedlecki (97), Siedlecki (99), Dobell (07) et Jollos (09).

Voici ce qui résulte des travaux de ces auteurs :

Le sporozoïte se développe en individu mâle ou en individu femelle. L'individu mâle subit une multiplication schizogonique donnant 8-14 mérozoïtes mâles, allongés; ceux-ci sont régulièrement groupés en forme de barillet. Leur noyau, nettement limité, présente un ou plusieurs caryosomes inclus. (Confer Siedlecki (99), fig. 17; Schaudinn et Siedlecki (97), fig. 7; Jollos (09), fig. 28; présent mémoire, fig. 45.)

L'individu femelle, de forme ovalaire, subit également une multiplication schizogonique donnant 20-40 mérozoïtes femelles *plus allongés et plus étroits* que les précédents, à noyau plus chromatique mais moins nettement limité, à un seul caryosome, petit, excentrique, souvent aplati. Les mérozoïtes sont moins régulièrement groupés que dans le schizonte mâle. (Confer Siedlecki (99), fig. 9, 10; Schaudinn et Siedlecki (97), fig. 5; Jollos (09), fig. 20; présent mémoire, fig. 14.)

Les mérozoïtes mâle et femelle peuvent subir une nouvelle schizogonie ou bien le femelle s'accroît et donne le macrogamète, le mâle s'accroît et donne le microgamétocyte. Ces deux cellules, macrogamète et microgamétocyte, *s'accolent* et la dernière donne quatre *microgamètes*.

Le *caryosome disparaît* dans le microgamète et la fécondation se réalise. La sporogonie s'opère dans la *lumière du tube digestif* et donne de nombreux sporocystes à deux sporozoïtes.

Il ressort de ce schéma que le dimorphisme sexuel se manifesterait

jusque dans la reproduction agame; c'est-à-dire qu'il y aurait une schizogonie mâle donnant finalement des microgamètes, une schizogonie femelle donnant finalement des macrogamètes. Les schizontes, aussi bien que les mérozoïtes résultant de leur division, seraient profondément différents.

Ce dimorphisme des éléments de reproduction agame a été plusieurs fois déjà décrit chez des coccidies : chez le *Legerella nova* (BONNET-EYMARD, 00), chez le *Cyclospora caryolytica* (SCHAUDINN, 02) et chez quelques *Adelea*. LÉGER et DUBOSCQ (03) croient à la différenciation des mérozoïtes de l'*Adelea dimidiata coccidoïdes;* LÉGER (04) observe chez l'*Adelea transita* que le schizonte mâle se distingue du femelle, le premier donnant un nombre plus réduit de mérozoïtes plus petits et à granules réfringents. CHAGAS (10) nous montre ce dimorphisme chez l'*Adelea hartmanni*.

LÉGER (11) propose de ne pas ranger cette dernière espèce parmi les *Adelea*, parce que le nombre de spores qu'elle forme est égal à 3. Il propose le nom de *Chagasia hartmanni*. Dans cette espèce, les différences observées entre les deux schizontes sont beaucoup moins accentuées et moins profondes que dans l'*Adelea ovata*, où, d'après les descriptions, les différences seraient les plus notables. — HESSE (11), dans une note préliminaire, dit avoir observé le dimorphisme qui nous occupe dans un genre nouveau, l'*Adelina octospora*. PEREZ (03) enfin, en étudiant l'*Adelea mesnili* et se basant sur les dimensions, le nombre et la forme plus ou moins allongée des mérozoïtes, admet la probabilité du dimorphisme. Mais il conclut en ces termes : « l'existence de tous les intermédiaires entre les formes extrêmes rend impossible tout essai de répartition en deux catégories nettement tranchées », et, dit-il, « l'existence de cette série de formes intermédiaires rend le dimorphisme douteux ». MOROFF (11), en étudiant le *Klossia vitrina*, aboutit à une conclusion à peu près analogue.

Observations personnelles.

*Nos recherches nous ont amené à conclure que l'*Adelea ovata *ne montre pas de dimorphisme sexuel dans les formes agames.*

Il est très probable que chaque sporozoïte et que chaque mérozoïte porte en lui un caractère morphologique qui déterminera son évolution en individu mâle ou en individu femelle. Mais pour cette espèce comme pour la plupart des coccidies ce caractère échappe actuellement à nos moyens d'observation. Nous avons, il est vrai, observé des variations dans le nombre

et les dimensions des mérozoïtes; mais nous devons conclure, comme PÉREZ (03) : « l'existence de tous les intermédiaires entre les formes extrêmes rend impossible tout essai de répartition en deux catégories nettement tranchées ».

Les différences essentielles et profondes qui ont été décrites cachent, à notre avis, une confusion d'espèces. Ce que l'on considérait comme la schizogonie mâle à microgamètes n'est en réalité que la schizogonie du *Coccidium lacazei;* ce que l'on considérait comme la schizogonie femelle, à macrogamètes constitue la schizogonie réelle et unique de l'*Adelea ovata.* Un coup d'œil jeté sur nos dessins, dont la sériation est établie d'après des cas d'infection pure, justifiera cette affirmation.

Chez un des animaux dont nous avons étudié l'infection, nous avons rencontré des stades de fécondation où le macrogamète ne présentait plus de caryosome, où le microgamétocyte, accolé au macrogamète, donnait quatre microgamètes. La sporogonie avait eu lieu dans la lumière du tube digestif et dans les cellules épithéliales elles-mêmes. De nombreux sporocystes à deux sporozoïtes étaient contenus dans l'intestin. Par contre, cet animal ne contenait aucun macrogamète arrivé au stade de fécondation qui eût encore conservé son caryosome, aucun microgamétocyte à nombreux microgamètes, aucun oocyste au stade de repos.

Nous en avons conclu que nous nous trouvions en présence d'un cas d'infection pure par l'*Adelea ovata.* Or, dans ces préparations nous avons rencontré tous les stades schizogoniques et de nombreux mérozoïtes appartenant à la sériation autrefois considérée comme schizogonie « mâle ». Aucun des stades de la schizogonie « femelle » et aucun mérozoïte « femelle » ne s'y rencontraient.

D'autre part, nous avons rencontré deux animaux dont les préparations nous ont montré des stades de fécondation où le macrogamète avait conservé son caryosome apparent, où les microgamétocytes produisaient de nombreux microgamètes. On y voyait de nombreux oocystes au repos et aucun stade de sporogonie. Aucun des stades caractéristiques de l'*Adelea ovata* ne s'y rencontrait. Nous en avons conclu que nous nous trouvions en présence de cas d'infection pure par le *Coccidium lacazei.* Or, dans ces préparations, nous avons rencontré tous les stades schizogoniques et de nombreux mérozoïtes appartenant à la sériation autrefois considérée comme schizogonie « mâle ». Aucun des stades de la schizogonie « femelle » et aucun mérozoïte « femelle » ne s'y rencontraient.

En présence de ces faits la conclusion que nous avons énoncée plus haut s'imposait. Elle fut confirmée encore par l'étude de nombreuses préparations montrant l'infection par les deux espèces, mais avec prédominance de l'une d'elles. Nous y avons trouvé également la prédominance des stades schizogoniques et des mérozoïtes correspondants à cette espèce.

A part l'erreur qui a trait au dimorphisme schizogonique, la plupart des stades furent parfaitement observés, représentés et décrits par Siedlecki. Nous nous bornerons donc à en reprendre brièvement la description d'après notre matériel, en insistant principalement sur la structure du noyau et sur l'allure du caryosome, dont la conception s'est beaucoup modifiée depuis les recherches de Siedlecki.

Cette étude aura surtout l'avantage d'établir une base de comparaison pour l'interprétation des stades correspondants chez le *Coccidium lacazei* (surtout étudié par Jollos sous le nom d'*Adelea ovata*).

1. *Schizogonie.*

Il nous a été impossible de suivre avec certitude l'évolution schizogonique du sporozoïte. Tous les auteurs admettent qu'elle est identique à l'évolution schizogonique du mérozoïte; comme cette dernière évolution est beaucoup plus aisée à observer, c'est sur elle que nous basons notre description.

Le mérozoïte se présente sous forme d'une cellule très allongée et fort étroite, à protoplasme finement et assez régulièrement alvéolaire. Il contient un grand noyau central qui occupe toute la largeur de la cellule, fig. 1 et 14.

Ce noyau renferme un élément chromatique réticulé et variqueux très net, très éosinophile. Cette portion du noyau est parfois très granuleuse, parfois même elle paraît réduite à des granules et à des bâtonnets, fig. 2.

Outre ce réseau éosinophile, le noyau renferme un caryosome très petit, unique, généralement situé à une des extrémités de la cavité nucléaire, parfois aplati contre sa paroi latérale.

Le mérozoïte se ramasse bientôt sur lui-même, se raccourcit et s'épaissit, affectant d'abord une forme de massue, puis une forme ovalaire, fig. 2, 3, 4. Le protoplasme plus colorable est assez régulièrement vacuolisé. Le noyau s'accroît, ses deux éléments constituants augmentant également de volume, fig. 4.

Les stades de division sont ici remarquablement nets. Le caryosome s'allonge, s'étrangle et se divise. En même temps tout le noyau lui-même s'allonge; le réseau éosinophile s'étire et oriente ses filaments chargés de granules suivant le grand axe; puis les filaments se déchirent et se massent autour des deux caryosomes, fig. 5, 6, 7, 8. Pendant toute cette évolution le noyau reste parfaitement distinct du protoplasme voisin.

De nombreuses divisions semblables se succèdent. Au stade de repos, les noyaux présentent (rarement d'une façon très nette) l'aspect étoilé bien connu chez les coccidies, FIG. 11.

Quand le schizonte contient un nombre considérable de noyaux, irrégulièrement répartis, mais surtout situés à la périphérie de la cellule, le protoplasme subit la segmentation qui aboutit à l'individualisation des mérozoïtes, FIG. 12. A un moment de cette évolution, on croirait observer l'abandon d'une masse protoplasmique de déchet, FIG. 13. Il n'en est rien cependant. Cet aspect provient de ce que le mérozoïte s'isole d'abord par une de ses extrémités. Finalement les mérozoïtes irrégulièrement ramassés en faisceaux remplissent toute la cavité du kyste, FIG. 14.

Le mérozoïte à peine individualisé présente un noyau réticulé et variqueux, à contours peu nets, ce qui a fait croire à l'existence d'un noyau chromidial, FIG. 14. Cette interprétation apparaîtra erronée si l'on considère la formation et l'évolution de ce noyau. En effet, aussi longtemps que les mérozoïtes sont contenus dans le kyste, le noyau est bien individualisé; de même, à peine l'accroissement a-t-il commencé que de nouveau la limite entre le noyau et le protoplasme apparaît et persiste. C'est pendant la courte période qui sépare ces deux stades que le noyau apparaît diffus. Or en ce moment on remarque dans le protoplasme des grains éosinophiles parfois lâchement unis entre eux. Dès leur apparition, ces éléments semblent être en relation avec le noyau. C'est là, pensons-nous, ce qui donne à celui-ci l'aspect chromidial. Quant à la valeur de ces éléments eux-mêmes, nous croyons pouvoir les rapprocher des grains chromatiques que nous avons décrits dans le protoplasme du *Klossia helicina* L'origine nucléaire de ces enclaves protoplasmiques paraît bien établie chez l'*Adelea*.

Parfois dans les jeunes mérozoïtes nous avons cru observer une dernière division du caryosome, FIG. 14. Nous ne voulons ici que mentionner le fait; nous en reparlerons plus longuement à propos du *Coccidium lacazei*.

2. *Macrogamètes.*

Aucune différence ne paraît exister entre les mérozoïtes qui forment des schizontes et ceux qui, par simple accroissement, deviennent des macrogamètes. Ce n'est qu'au début de l'accroissement que l'on distingue aisément ces derniers. Ils gardent la forme allongée, se raccourcissant peu et s'accroissant surtout en largeur. Le protoplasme présente de nombreux grains éosinophiles, irrégulièrement éparpillés ou ramassés en paquet,

FIG. 15, 16, 17. Le caryosome s'accroît considérablement, et le réseau nucléaire, tout en perdant sa régularité, prend moins vivement l'éosine, FIG. 16, 17.

Quand le macrogamète est formé, il apparaît sous forme d'une grande cellule ovalaire dont le noyau renferme les deux constituants déjà décrits et dont le protoplasme, assez régulièrement alvéolaire, un peu plus dense au voisinage du noyau, contient des enclaves chromatiques, les unes éosinophiles, les autres pas, FIG. 18, 19.

3. *Microgamètes.*

Le microgamétocyte, FIG. 18, arrivé au voisinage du macrogamète mûr, forme, probablement par deux divisions successives, quatre noyaux de microgamètes, FIG. 19.

Chacun de ces quatre noyaux se condense en un corps d'aspect homogène. Celui-ci présente bientôt une encoche à sa périphérie et affecte de la sorte une forme de croissant; puis il se détend, s'allonge, et les extrémités s'effilent; il constitue, en s'isolant du protoplasme, le microgamète mûr, FIG. 19, 20.

Nous n'avons pu déceler l'expulsion, lors de l'achèvement du microgamète, d'un granule chromatique.

Nous n'avons pas non plus pu mettre en évidence des cils moteurs (Cf. AWERINZEW, 09, et SIEDLECKI, 07).

La formation chez l'*Adelea ovata* des quatre noyaux de microgamète, aux dépens du noyau unique du microgamétocyte, a fait l'objet d'un travail de DOBELL (07). Cet auteur pense que par dispersion du noyau primitif un réseau chromidial prendrait naissance; celui-ci par deux étranglements successifs produirait quatre noyaux-filles. Nous n'avons pas pu observer la présence d'un réseau chromidial, mais nous n'osons pas trancher la question de son existence, car notre matériel nous a montré très peu de stades de microgamétogonie. Notons cependant que MOROFF (11) a observé chez le *Klossia vitrina* des aspects analogues à ceux qu'a décrits DOBELL et qu'il n'admet pas la nature chromidiale de ces formes nucléaires.

4. *Fécondation.*

Le macrogamète mûr subit certaines modifications au moment de la fécondation.

Le noyau qui jusqu'ici avait été central se porte à la périphérie, géné-

ralement au pôle opposé à celui où est accolé le microgamétocyte, parfois au pôle correspondant, FIG. 19, 20. Le caryosome diminue de volume jusqu'à ce que finalement on ne puisse plus le déceler; par contre le réseau extra-caryosomique récupère sa colorabilité et sa structure filamenteuse, FIG. 20. D'après la description de SIEDLECKI, une partie du caryosome serait expulsée de la cellule sous forme de granules, l'autre partie « servirait à constituer le réseau nucléaire nouveau ».

Nous n'avons pas observé d'expulsion de chromatine et nous croyons plutôt que la chromatine du caryosome s'éparpille, FIG. 20, sur le réseau nucléaire, qui par le fait redevient apparent. Quand le caryosome a disparu dans le noyau, celui-ci s'étire suivant le grand axe de la cellule qu'il traverse de part en part sous la forme d'un long fuseau. Quelques longs filaments chromatiques (éosinophiles) sont apparents dans ce fuseau, FIG. 21. Un microgamète pénètre dans le noyau, FIG. 21. Nous n'avons pu analyser le détail de la fusion des deux noyaux; mais dès que cette fusion est accomplie, le noyau fécondé se ramasse contre la paroi cellulaire et y subit la première division sporogoniale, FIG. 22.

5. *Sporogonie.*

Nous n'avons que peu de choses à ajouter à la description que SIEDLECKI a donnée de la sporogonie; d'ailleurs, les quelques dessins que nous reproduisons ne demandent guère de commentaires.

Remarquons d'abord que pendant les divisions nucléaires le caryosome devient fort indistinct, FIG. 23, 25. Plus tard, dans les sporozoïtes, il ne nous a plus été possible de le déceler; rien cependant ne nous permet de croire qu'il disparaisse; et, dans cette espèce comme dans bien d'autres, nous pensons que le caryosome, ou au moins la partie centriolaire de celui-ci, est un élément constant et qu'il dérive toujours de la bipartition d'un caryosome préexistant. Nous avons été frappé de voir que pendant les derniers stades de la sporogonie, la partie extracaryosomique du noyau paraît subir un changement de chromaticité, en ce sens qu'elle perd son éosinophilie; nous croyons que ce fait est dû à une imperfection de nos préparations. La solution éosine-azur de GIEMSA se fixe mal en effet sur les cellules un peu volumineuses; de plus les cellules dont nous parlons sont dans un état d'enkystement qui entrave probablement l'action du colorant. Nous avons fréquemment observé ce fait à d'autres stades, mais seulement à titre

d'exception. Aussi n'attribuons-nous aucune signification et aucune importance à cette observation. Cependant dans nos dessins nous avons scrupuleusement rendu les aspects observés, sans vouloir en altérer les teintes.

En ce qui concerne la formation des deux sporozoïtes dans le sporocyste, FIG. **25, 31**, nous ne croyons pas qu'il se produise une masse de déchet analogue à celle que SIEDLECKI a décrite sous le nom de » reliquat sporal « (PEREZ : *Adelea mesnili*, 03). Il s'agit plutôt là d'un ramassement de plusieurs vacuoles aboutissant à la formation d'une grande vacuole tapissée périphériquement par de nombreux granules réfringents; ceux-ci seraient des produits de désassimilation.

Le protoplasme du sporocyste est d'abord très vacuolaire, puis les vacuoles confluent et certaines grosses vacuoles se libèrent à l'extérieur ; une seule reste centrale et par son accroissement comprime et condense le protoplasme, qui constitue d'abord un anneau périphérique, puis se divise pour donner les deux sporozoïtes.

B. Coccidium lacazei Schaud.

État de la question.

Le *Coccidium lacazei* nous est connu principalement par une brève notice de LABBÉ (95) et par une note préliminaire, qui n'eut malheureusement pas de suite, de SCHAUDINN et SIEDLECKI (97). Remarquons cependant que beaucoup de stades nous sont connus pas le travail de JOLLOS (99), dont les dessins concernent, pour la plupart, cette espèce.

D'après les travaux des trois premiers auteurs, la description du *Coccidium lacazei* peut se résumer ainsi :

Le sporozoïte s'accroît, donne une cellule *ovalaire*, puis subit une division schizogonique qui produit des mérozoïtes analogues aux mérozoïtes femelles de l'*Adelea ovata*, mais plus petits et plus régulièrement disposés dans le schizonte à côté d'une masse protoplasmique de déchet.

Certains mérozoïtes donnent des macrogamètes *ovalaires*, plus petits que ceux de l'*Adelea*. D'autres mérozoïtes (ou des sporozoïtes?) en s'accroissant donnent naissance à des microgamétocytes *ovalaires* qui, *séparés du macrogamète*, donnent de *très nombreux* microgamètes.

La fécondation se fait *dans la lumière* du tube digestif, le macrogamète ne *perdant pas* son caryosome.

La sporogonie se fait *en dehors* du tube digestif et donne quatre sporocystes à deux sporozoïtes.

Observations personnelles.

Schizogonie.

Pour cette espèce comme pour l'*Adelea ovata* nous étudierons la schizogonie à partir du mérozoïte.

Un mérozoïte s'accroît; ensuite, *son noyau, contenant plusieurs granules caryosomiens et un réseau nucléaire, subit un nombre restreint de divisions : celles-ci se réalisent par des bipartitions successives.*

Dès leur formation, alors qu'ils sont encore inclus dans le kyste eimérien, les mérozoïtes se présentent sous une forme très allongée; leur protoplasme, finement réticulé, contient, soit en amas, soit éparpillés, de nombreux granules très éosinophiles, FIG. 45. Il semble qu'un grand nombre de ces granules puissent se trouver répandus dans la cavité même du kyste et contre sa paroi.

Le noyau du mérozoïte occupe toute la largeur de la cellule et présente des granules caryosomiens et une substance fondamentale éosinophile, FIG. 32.

L'élément fondamental éosinophile du noyau présente une structure analogue à celle que nous avons décrite chez l'*Adelea ovata*. Dans les cas les plus favorables on se rend compte, quoique toujours moins nettement que pour l'espèce précédente, qu'il existe un réseau renfermant des granules et des bâtonnets chromatiques apparents, FIG. 32, 45, 51. Au cours de l'évolution schizogonique, l'éosinophilie s'atténue et la structure s'estompe.

Quant aux granules caryosomiens, on en remarque généralement, soit deux, situés aux extrémités du grand axe du noyau, FIG. 45, 50, soit trois, FIG. 32, 45. Rarement on en rencontre un plus grand nombre : ils sont alors de dimensions variables et éparpillés dans le noyau, FIG. 36.

Les deux caryosomes polaires que l'on rencontre dans un grand nombre de mérozoïtes proviennent d'une dernière division subie par le caryosome qui a persisté dans chaque noyau du schizonte. Cela nous est prouvé par la persistance d'un filament chromatique reliant ces deux caryosomes, FIG. 50 (JOLLOS, 07).

Dans les cas où les granules caryosomiens sont plus nombreux, ils proviennent des deux premiers par division ou fragmentation. Ils ne représentent peut-être pas chacun un caryosome complet, c'est-à-dire pourvu d'un centriole. Dans ce cas ils dériveraient uniquement de la zone périphérique du caryosome primitif, c'est-à-dire de sa partie trophique.

La grande variabilité des granules caryosomiens, dans les mérozoïtes où ils sont nombreux, donne un appui à cette hypothèse.

Nous verrons ailleurs que le centriole peut s'isoler de la chromatine périphérique et se diviser séparément, FIG. 40. Nous avons vu que le mérozoïte peut, ou bien s'accroître sans plus se diviser et donner un macrogamète, ou bien subir de nouvelles divisions nucléaires et donner le schizonte. Le macrogamète ne contient plus qu'un seul caryosome, l'autre caryosome du mérozoïte dégénère. D'autre part, lors de la première division schizogoniale, il y a généralement plusieurs granules caryosomiens dans le noyau, FIG. 37, 38, 39. Nous fondant sur cette observation, nous considérons que tout mérozoïte contenant plusieurs granules caryosomiens est destiné à donner des schizontes, tandis que le mérozoïte qui contient primitivement deux caryosomes dont l'un dégénère, FIG. 50, 51, 52, est destiné à donner un macrogamète. Ce caractère ne permet pas cependant de distinguer toujours les deux espèces de mérozoïtes. Rien en effet ne permet d'affirmer que dans les cas où le noyau ne contient qu'un ou deux caryosomes il ne se produira pas une augmentation ultérieure de leur nombre. Ce n'est que quand l'accroissement est assez avancé que le nombre des granules caryosomiens peut fournir un caractère distinctif certain.

Les mérozoïtes destinés à subir la schizogonie présentent généralement plus de deux granules caryosomiens dans leur noyau. Dès le début de leur accroissement, on constate l'expulsion dans le protoplasme de fragments chromatiques d'origine caryosomienne, FIG. 32, 33; les fragments expulsés se divisent à nouveau par étirement et étranglement, FIG. 34, et se perdent finalement dans le réseau protoplasmique.

Lors de la première division nucléaire, le noyau perd sa forme sphérique; ses contours deviennent plus irréguliers. Le noyau extracaryosomien, moins éosinophile que dans l'*Adelea ovata*, est cependant clairement apparent sous forme d'un réseau filamenteux supportant des granulations chromatiques. Il se ramasse en deux portions qui se séparent par étirement et étranglement. Deux noyaux-filles résultent de cette division; ils contiennent chacun un ou plusieurs granules caryosomiens, FIG. 37, 38, 39. Un nombre variable de divisions semblables se succèdent, FIG. 40, 41. Chacun des noyaux-filles ne contient plus qu'un seul caryosome. Ce dernier se dédouble à chaque division, et son volume décroît progressivement.

La masse extracaryosomienne présente toujours une structure plus ou moins nettement perceptible. Grâce à sa colorabilité par l'éosine, il est aisé de se rendre compte de la persistance de cette partie du noyau. Pendant le repos comme pendant les divisions, elle est clairement visible sous la forme d'une plage rosée entourant les caryosomes bleutés, et plongeant dans un espace clair, FIG. 41.

Quand le nombre des noyaux est devenu assez considérable, 14 à 18 environ, ils se groupent en un seul hémisphère ou aux deux hémisphères de la cellule, FIG. 43, 44. Le protoplasme se segmente autour de chacun d'eux et la segmentation débute par un sillon périphérique. Il en résulte que, dans les cas de groupement unilatéral des noyaux, on croirait observer la formation d'une masse protoplasmique de déchet (Restkörper). Il n'en est rien cependant, la segmentation envahit graduellement tout le protoplasme et, quand elle est achevée, le kyste eimérien ne contient que des mérozoïtes régulièrement groupés en barillet, FIG. 45.

Tandis que le protoplasme se ramasse autour des noyaux, le caryosome de chacun de ceux-ci se divise encore une fois, et les deux caryosomes-filles, longtemps rattachés entre eux par le filament qui unit les centrioles, se portent aux deux extrémités du grand axe du noyau.

Le kyste eimérien renferme également des mérozoïtes dont le noyau contient plusieurs granules caryosomiens, qui proviennent de la fragmentation des deux caryosomes-filles.

Macrogamètes.

Un mérozoïte s'accroît et donne un macrogamète. On peut le plus souvent distinguer le mérozoïte destiné à donner un macrogamète de ceux qui sont appelés à subir la schizogonie, par la régularité et la disposition symétrique des deux caryosomes (voy. plus haut). De plus, mais nous n'oserions pas affirmer que ce caractère est essentiel et général, les futurs macrogamètes ne présentent pas d'expulsion de fragments chromatiques dans le protoplasme, FIG. 50, 54. (La valeur relative de ces deux caractères rend fort difficile l'interprétation de certains aspects, tel entre autres celui de la FIG. 33.)

Tandis que le mérozoïte s'accroît, un des caryosomes est voué à disparaître et dégénère probablement sur place, FIG. 52.

L'existence dans le mérozoïte de deux caryosomes et la disparition de l'un d'eux constituent un fait déjà plusieurs fois observé. Nous l'avons nous-même observé et décrit chez le *Klossia helicina* (1910). Dans cette espèce, une dernière division du caryosome amène la production de deux caryosomes-filles unis par un filament chromatique. Un des caryosomes est expulsé dans le protoplasme avant l'individualisation des mérozoïtes. Nous n'avions pu établir avec certitude l'évolution de ce caryosome expulsé, mais nous avions émis l'hypothèse qu'il contribuait partiellement à la formation

de la volutine. Cette hypothèse serait soutenable dans le cas du *Coccidium lacazei;* chez cette espèce on voit en effet que pendant la dégénérescence d'un des caryosomes, le protoplasme périnucléaire se charge de granules probablement analogues aux granules de volutine du *Klossia.* Mais il est cependant impossible de prouver la connexion des deux phénomènes.

Leger et Duboscq (10) ont établi l'existence d'un granule chromatique paranucléaire dans les mérozoïtes du *Selenecoccidium intermedium.* Ces auteurs n'insistent pas sur son évolution, mais lui attribuent une importante signification : ils considèrent ce granule comme un blépharoplaste, ce qui conduit à considérer les mérozoïtes comme dérivant de formes ciliées et par conséquent à rapprocher les coccidies des ciliates. Nous serions fort tenté de nous rallier à cette façon de voir. Mais nous croyons prudent d'attendre que la découverte de formes de transition donne à cette hypothèse une base plus solide.

Rappelons ici que nous avons cru observer une division du caryosome chez les mérozoïtes de l'*Adelea ovata,* et que Moroff (11) décrit un double caryosome dans les mérozoïtes du *Klossia vitrina.*

Après achèvement de l'accroissement, le macrogamète se présente sous la forme d'une cellule ovalaire (fig. 56, 57) à protoplasme régulièrement alvéolaire, plus dense autour du noyau. Quelques granules chromatiques (volutine) sont épars dans le protoplasme et plus abondants dans la zone périnucléaire, où ils se ramassent en fragments assez gros. Cette condensation périnucléaire s'atténue fortement par l'accroissement de la cellule.

Le noyau du macrogamète contient un gros caryosome et un élément extracaryosomien éosinophile, à structure peu apparente. Quelques rares granules chromatiques (éosinophiles) y sont encore reconnaissables, fig. 57.

Microgamètes.

Un mérozoïte s'accroît, son noyau subit un nombre considérable de divisions par bipartitions et chacun de ces noyaux donne un microgamète. La masse du protoplasme est abandonnée et perdue. Nous n'avons pu établir de différence entre les mérozoïtes destinés à subir les divisions schizogoniques et ceux qui sont destinés à subir les divisions microgamétogoniques.

Il nous a été de même impossible d'établir une différence entre ces divisions elles-mêmes, aussi longtemps que le nombre des noyaux est restreint. Pour les premiers stades de la formation des microgamètes, nous

renvoyons donc à la description que nous avons donnée pour les premiers stades de la schizogonie, FIG. 37-40.

Par contre, quand le nombre des noyaux est assez considérable, on reconnaît aisément les cellules destinées à donner des microgamètes.

Les noyaux, en effet, n'ont ici aucune tendance à se grouper à la surface, en un ou aux deux hémisphères de la cellule; de plus ces noyaux sont plus facilement colorables. Cette particularité nous permet d'étudier aisément leur structure et leur mode de division.

Le noyau au repos contient un caryosome, de plus en plus réduit à mesure que les divisions se succèdent, FIG. 45. Le caryosome est au centre ou à la périphérie du noyau, qui, très éosinophile, présente une structure nettement filamenteuse, à aspect souvent étoilé, FIG. 46, 47.

La division nucléaire débute par la bipartition du caryosome; ensuite la masse filamenteuse du noyau se distend, s'étire et se répartit en deux portions, qui, avec un caryosome-fille, reforment chacune un nouveau noyau, FIG. 46, 47. Une déchirure accidentelle de la cellule représentée par la FIG. 46 permet de voir très nettement la structure d'un des noyaux en division.

Quand le nombre des noyaux est devenu considérable, ceux-ci se disposent à la périphérie de la cellule, puis chacun d'eux se condense davantage, devient compact, éosinophile et apparaît inclus dans une vacuole claire, FIG. 48. Pendant le début de la condensation, le caryosome reste visible soit au contact, soit au sein de la masse du noyau, FIG. 47. Etant donné qu'on ne voit pas qu'à ce moment le caryosome se libère, on est autorisé à croire qu'il est enclavé dans le noyau condensé.

Par un processus dont nous n'avons pu suivre tous les détails, le corps nucléaire donne naissance à un microgamète, FIG. 42. Le noyau présente d'abord une encoche latérale qui s'approfondit et s'élargit jusqu'à donner au noyau la forme d'un croissant. Cet aspect a souvent fait croire, et probablement à tort, qu'il s'agissait là d'une enclave protoplasmique (SIEDLECKI, 07).

Le croissant se détend, s'allonge, les extrémités s'amincissent et le microgamète se libère de la masse protoplasmique. L'une des extrémités est excessivement effilée et se prolonge, FIG. 49, 59, en un véritable cil. Nous n'avons pas observé de second cil.

Nous avons spécialement cherché à voir l'expulsion d'un granule chromatique, ou du caryosome, au cours de la formation du microgamète, phénomène observé par AWERINZEW (09) et SIEDLECKI (07). Quelques aspects nous avaient porté à admettre pareille expulsion; elle reste cependant

très hypothétique, car les aspects observés sont trop rares et trop peu concluants, FIG. 49, et cela malgré le grand nombre de microgamètes dont nous avons observé la formation.

Fécondation et Sporogonie.

Les phénomènes de la fécondation sont essentiellement analogues à ceux que nous avons décrits pour l'*Adelea ovata*.

Ils s'en distinguent par deux caractères différenciels :

1. La fécondation a lieu dans la lumière du tube digestif entre macrogamète et microgamète, l'un et l'autre libres, FIG. 59.

2. Le caryosome ne disparaît pas, mais persiste durant tout le processus de fécondation, FIG. 58, 59, 60.

Dans le macrogamète mûr, le noyau s'achemine vers la paroi cellulaire, et en même temps des granules pigmentaires s'accumulent dans toute la région périphérique du protoplasme. Le noyau femelle prend alors le contour fusiforme qu'on observe constamment chez les coccidies; l'élément structuré y est peu apparent.

Après la pénétration du noyau mâle, le noyau fécondé reprend la forme sphérique et une membrane se produit autour de la copula. Peut-être les granules pigmentaires jouent-ils un rôle dans la formation de cette membrane.

Dans cet état d'enkystement, la coccidie est expulsée du tube digestif, et la sporogonie a lieu. L'évolution de la sporogonie ne pouvant pas nous apporter de données utiles concernant les points que nous nous sommes proposé d'étudier, nous n'avons pas poursuivi le détail de son évolution.

II. L'ÉVOLUTION DU NOYAU.

État de la question.

SCHAUDINN et SIEDLECKI (97) ont observé des phénomènes de « *multipartition simultanée* » dans la schizogonie de l'*Adelea ovata*, et dans la schizogonie et la division des microgamétocytes du *Coccidium lacazei*. SIEDLECKI (99) les décrit à nouveau dans la schizogonie « femelle » de l'*Adelea ovata*. Il observe la fragmentation du caryosome et l'éparpillement des fragments dans le protoplasme, où ils servent de centres d'attraction pour les éléments du réseau nucléaire dispersé.

Jollos (07) a repris l'étude de cette « multipartition simultanée ». Il l'observe indifféremment dans la schizogonie de l'*Adelea ovata* et du *Coccidium lacazei*; et cette étude sert de point de départ à Hartmann pour établir son type du « polyenergider Kern. »

Jollos admet trois types de multiplication nucléaire :

1. Le noyau total se divise après chaque division du caryosome.

2. Il y a d'abord production de plusieurs caryosomes par bipartition, puis bipartitions successives du noyau total, chaque noyau-fille pouvant contenir primitivement plusieurs caryosomes.

3. Il y a d'abord production de plusieurs caryosomes, puis éparpillement de ceux-ci grâce à la disparition de la membrane et de la « cavité » du noyau primitif.

Dans ces trois cas, Jollos n'attribue d'importance qu'au caryosome; celui-ci constituerait à certains moments tout le noyau. Dans le mérozoïte adulte, il y a un noyau périphérique apparent, bientôt sa chromatine disparaît ou se condense sur le caryosome. Il n'est dès lors plus question de la portion périphérique et le caryosome constituerait à lui seul un noyau complet; il contiendrait un centriole, et une masse chromatique structurée. Comme tel il se divise par promitose (sens de Hartmann). Plus tard, quand les caryosomes se sont éparpillés dans le protoplasme, ils se désagrègent pour donner un *nouveau* noyau périphérique et former les figures étoilées.

Hartmann (10), se fondant sur cette interprétation, admet que le caryosome concentre en lui seul tous les composants utiles du noyau (composants locomoteurs et idiochromatiques) et possède par conséquent la valeur d'un noyau complet (totipotenter Kern). Lorsque donc on rencontre plusieurs caryosomes en un seul noyau, il faut considérer ce dernier comme un noyau polyénergide — ce qui implique l'existence dans une seule cavité nucléaire de plusieurs noyaux complets, ou énergides, formés par promitoses successives.

Recherches personnelles.

Avant d'exposer nos recherches personnelles, nous ferons deux remarques préliminaires.

Premièrement : nous avons peine à admettre le type de division « 3 » établi par Jollos. Malgré le grand nombre de préparations que nous avons étudiées, nous ne l'avons jamais observé, et de plus les figures données par Jollos ne sont guère concluantes; toutes celles qu'il produit peuvent par-

faitement se rapporter à son type de division « 2 ». L'interprétation de l'auteur ne serait établie que par des figures montrant la désagrégation du noyau à plusieurs caryosomes, et établissant ainsi la transition entre ce noyau et le stade de caryosomes éparpillés. La même remarque peut être faite concernant le travail de CHAGAS (10) sur l'*Adelea hartmanni*. CHAGAS aussi admet dans cette espèce le type de division « 3 », mais ses figures sont moins concluantes encore que celles de JOLLOS. Cependant le type de division « 3 », dût-il exister, n'autoriserait pas l'opinion de HARTMANN. Il faudrait, en effet, lors de l'éparpillement, tenir compte du réseau extracaryosomien, qui se condenserait et serait entrainé par chaque caryosome. Les noyaux complets n'existeraient donc qu'après individualisation des portions extracaryosomiennes du noyau. Mais, nous le répétons, rien ne nous permet de croire à l'existence de ce mode de division.

Remarquons en second lieu qu'une confusion totale a été faite entre les stades appartenant au *Coccidium lacazei* et ceux appartenant à l'*Adelea ovata*. Le type de division « 1 » de JOLLOS parait être établi surtout d'après l'*Adelea ovata*, tandis que ses types « 2 » et « 3 » le sont surtout d'après le *Coccidium lacazei*.

Quelles sont maintenant l'évolution et l'interprétation que nous admettons?

1. L'*Adelea ovata* présente le cas le plus simple d'évolution et c'est cette espèce aussi qui montre le plus clairement le noyau extracaryosomien.

Dès le stade de mérozoïte mûr, on observe les deux composants du noyau : un caryosome petit, situé à l'une des extrémités effilées du noyau, ou aplati contre sa membrane, et une partie extracaryosomienne, réticulée, FIG. 1, 2, 3, chargée de granules et de bâtonnets plus ou moins abondants. Le caryosome s'accroit bientôt, mais cet accroissement ne se fait pas par condensation, ni même au détriment du noyau extérieur. En effet, cette seconde portion du noyau garde toute son importance. La division du caryosome est précédée de la division du centriole, qui en est un constituant constant et paraît à lui seul parfois représenter tout le caryosome; le centriole étant divisé, toute la masse du caryosome se divise par étirement et étranglement. La division du réseau nucléaire se fait ensuite. Il se produit une orientation des filaments et des bâtonnets suivant le grand axe, puis un étranglement les partage en deux masses [1], FIG. 5, 6, 7.

---

[1] Dans les cas d'infection pure par l'*Adelea*, nous avons observé la division totale du noyau après chaque division du caryosome. Nous n'oserions pas affirmer cependant que cette règle est

Tandis que les divisions se succèdent, l'importance relative de la partie extracaryosomienne augmente et les caryosomes deviennent de moins en moins considérables. Finalement se produisent des figures étoilées, FIG. 11. On n'y observe plus qu'un tout petit caryosome et toute la masse du noyau dérive directement de la portion extracaryosomienne. La chromaticité du noyau augmentant, nous pouvons admettre cependant qu'il y a diffluence de la chromatine du caryosome sur la portion extracaryosomique, mais non pas édification de cette dernière par le caryosome.

2. Chez le *Coccidium lacazei*, nous retrouvons exactement les mêmes phénomènes d'évolution. Mais ici, le plus souvent du moins, nous n'observons la division totale du noyau qu'après plusieurs divisions du caryosome, FIG. 37, 38, 39. D'autre part, la portion extracaryosomienne du noyau est moins nette. Clairement apparente durant les premières divisions, elle n'apparaît durant les dernières que comme une plage rosée, éosinophile, entourant le caryosome coloré en bleu par l'azur (méthode de GIEMSA), FIG. 41. Sous l'hématoxyline de HEIDENHAIN, la partie extracaryosomienne du noyau demeure parfois complètement incolore : c'est ce qui explique les figures et l'interprétation de JOLLOS.

Les conclusions de JOLLOS et l'interprétation qu'en tire HARTMANN ne se basent que sur l'étude de la schizogonie. On voit que nos résultats contredisent absolument les travaux de ces deux auteurs. D'après nous, le caryosome contient un composant essentiel, le centriole (lokomotorisches Element) et une masse chromatique amorphe, probablement trophique. En dehors du caryosome existe un second constituant nucléaire, élément individualisé et constant. Il lui revient même un rôle important, le noyau définitif du mérozoïte étant composé par cet élément extracaryosomien condensé (et peut-être chargé de la chromatine du caryosome) et par un centriole, isolé ou entouré de fort peu de chromatine trophique. Dans quelques cas, il nous a paru que le centriole pouvait s'isoler du caryosome et se diviser isolément, FIG. 40, 4. Nous nous trouverions, par conséquent, en présence d'un noyau caryosomien analogue à celui qui a été étudié chez l'*Adelea zonula* par MOROFF (06) et que HARTMANN (11) a dénommé « noyau pseudo-

constante. Peut-être y a-t-il parfois formation de plusieurs caryosomes avant que la portion extracaryosomienne se divise. Par contre, chez le *Coccidium lacazei*, la première division totale du noyau n'a lieu qu'après plusieurs divisions du caryosome, mais là aussi la règle n'est probablement pas constante, et la division totale peut avoir lieu après chaque division caryosomienne. Dans notre exposé nous ne parlerons que des deux cas typiques.

caryosomien » [*Hæmogregarinus* (HARTMANN et CHAGAS, 10), *Myxobolus* (KEYSSELITZ, 08), *Ophryocystis* (LÉGER, 07)].

Il n'y a donc lieu de décrire chez les deux espèces en cause ni un caryosome constituant à lui seul le noyau (totipotenter), ni par conséquent un noyau polyénergide.

Ce qui fut envisagé comme tel n'est qu'un noyau à plusieurs caryosomes (LÉGER et DUBOSCQ, 10) et encore quelques-uns de ceux-ci ne sont probablement que des granules chromatiques d'origine caryosomienne, mais dépourvus de centriole. A côté de ces caryosomes persiste indivise la substance extracaryosomienne, dont nous connaissons le rôle prépondérant. Nous ne nous trouvons donc pas en présence d'un noyau polyénergide, mais d'un noyau dont un constituant (l'élément locomoteur) se divise plusieurs fois par bipartitions successives, avant que l'autre constituant ne manifeste de tendance à la division. Ce n'est que quand la portion extracaryosomienne s'est segmentée à son tour et groupée autour des caryosomes que nous pouvons parler de noyaux complets.

Si, au lieu d'établir la signification du caryosome et du noyau extracaryosomien d'après la schizogonie, nous considérons l'évolution du noyau pendant tout le cycle de transformation de la coccidie, nous remarquons diverses particularités qui confirment notre interprétation.

1. Le centriole est un constituant constant du caryosome; on le retrouve durant toute l'évolution et il apparait surtout dès qu'il y a division. (Un doute pourrait persister concernant l'existence du caryosome durant la sporogonie de l'*Adelea*; voir plus haut.)

2. La masse chromatique du caryosome ne paraît jamais jouer de rôle essentiel. Nous la retrouvons chez les deux espèces en cause durant toute l'évolution des microgamètes et durant l'accroissement des macrogamètes. Lors de la maturation de ceux-ci, elle disparaît chez d'*Adelea*, diffluant probablement sur le réseau extracaryosomien. Chez le *Coccidium lacazei*, elle persiste, et même pendant la fécondation nous la retrouvons sous forme de granules probablement inertes. Pendant la sporogonie (chez l'*Adelea*), elle n'existe plus ou du moins n'existe que fort dégénérée.

3. La portion extracaryosomienne du noyau constitue un élément constant et bien figuré. Nous l'observons pendant toute l'évolution des macrogamètes et des microgamètes. Lors de la fécondation, elle constitue le seul élément structuré du noyau du macrogamète (*Adelea*) et la majeure partie du microgamète. De même, pendant la sporogonie, c'est elle qui représente

l'élément le mieux figuré du noyau. Cette portion extracaryosomienne est constamment organisée en un réseau, qui contient des granules et des bâtonnets chromatiques.

III. LES PHÉNOMÈNES DE RÉDUCTION CHROMATIQUE.

Le problème de la réduction chez les protozoaires est loin d'être résolu. Les solutions qu'on y a apportées sont des plus variées et des plus discordantes.

Nous ne voulons envisager la question que dans la famille des coccidies; plusieurs types de réduction ont été décrits. Dans de nombreuses monographies, la question n'est pas abordée; dans d'autres, les auteurs n'ont pas observé de réduction [KUNZE (07), DEBAISIEUX (10)]. Dans d'autres, on décrit l'expulsion du caryosome dans le protoplasme de la cellule : *Caryotropha* (SIEDLECKI, 05 et 07), *Barouxia* (AWERINZEW, 09), *Coccidium proprium* (SIEDLECKI, 98). Ailleurs encore, c'est hors de la cellule que le caryosome serait expulsé entraînant une partie de la chromatine non caryosomienne et parfois une partie du noyau caryosomien : *Coccidium schubergi* (SCHAUDINN, 00), *Adelea ovata* (SIEDLECKI, 99). D'autres auteurs enfin décrivent l'abandon de corpuscules de déchet lors des amitoses : *Siedleckia* (CAULLERY et MESNIL, 99), *Seleneccoccidium* (LÉGER et DUBOSCQ, 10).

De l'avis même de ces divers auteurs (sauf SCHAUDINN, 00), tous ces phénomènes ne seraient pas de véritables réductions, mais de simples épurations nucléaires ou chromatiques. Ces épurations consisteraient dans l'abandon de la *chromatine trophique*. Probablement, plusieurs de ces faits devraient-ils être mis en relation avec la formation de la volutine et l'expulsion de granules de déchet.

Comme véritables divisions réductionnelles, SCHAUDINN (02) décrit chez le *Cyclospora caryolytica* une double division du noyau du macrogamétocyte. Des trois noyaux résultants, deux dégénèrent dans le protoplasme, le troisième s'accroit et est fécondé.

CHAGAS (10) croit à l'existence dans le macrogamète de l'*Adelea hartmanni* d'une division nucléaire d'aspect particulier. Un des noyaux-filles serait expulsé. L'auteur nous promet des recherches complémentaires.

Enfin JOLLOS (07), chez l'*Adelea ovata*, met en doute les phénomènes d'épuration signalés par SIEDLECKI (99) et décrit une division, probablement répétée, du caryosome du macrogamète. Le caryosome prend une forme de

biscuit très allongé, s'étrangle, et l'une des moitiés est expulsée de la cellule entraînant avec elle une portion de protoplasme.

A notre tour, nous mettons en doute la description donnée par Jollos. Nous avons plusieurs fois noté les aspects que cet auteur dessine et interprète. Mais nous les interprétons comme des accidents de préparation. En effet, nous ne les avons jamais observés sur coupe, mais toujours sur frottis ; et dans quelques cas l'étirement du caryosome était manifestement en relation avec une déchirure de la cellule et avec l'écoulement du contenu nucléaire.

Les descriptions qui précèdent montrent également que chez aucune des deux espèces étudiées il n'y a lors de la fécondation expulsion totale ou partielle du caryosome. Quant à l'expulsion de granules chromatiques de déchet, c'est, pensons-nous, un fait réel, mais qui n'a aucune relation avec des phénomènes de réduction.

Nous considérons donc que chez l'Adelea ovata comme chez le Coccidium lacazei il n'y a aucun processus réductionnel.

Nous ne comprenons d'ailleurs pas quelle serait ici la signification de divisions réductionnelles. Tout d'abord on devrait observer la réduction aussi bien pour les microgamètes que pour les macrogamètes. Or, cela n'a pas été fait. Il est vrai qu'on a voulu voir un phénomène de réduction dans la formation de quatre microgamètes chez l'*Adelea*, le *Klossia* et l'*Orcheobius*. Mais cette observation perd toute sa valeur si l'on considère que par un processus absolument semblable il se forme de très nombreux microgamètes dans le plus grand nombre des coccidies, notamment dans le *Coccidium lacazei.*

Enfin, nous ne comprenons la réduction qu'en cas d'existence d'éléments structurés de nombre constant. Dans ce cas, chaque fécondation doublerait le nombre de ces éléments s'il n'existait pas une division réductionnelle. Or, chez les coccidies, il semble que ce n'est, ni dans la portion extracaryosomienne du noyau, ni dans la chromatine trophique du caryosome que l'on puisse trouver ces éléments constants. Ce n'est que le centriole qui pourrait constituer un tel élément; or, jusqu'à présent, on ne put encore dans aucun cas suivre son évolution détaillée durant le cycle sexué.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1. L'*Adelea ovata* ne manifeste pas, dans ses éléments agames, le dimorphisme très net qu'on y a décrit.

L'évolution de cette espèce et celle du *Coccidium lacazei* se réalisent donc d'après le schéma établi par SCHAUDINN (00) pour le *Coccidium schubergi*, et retrouvé depuis chez beaucoup d'autres coccidies (*Orcheobius*, *Klossia* ...).

2. L'évolution nucléaire chez l'*Adelea ovata* et chez le *Coccidium lacazei* ne comporte à aucune période des phénomènes de multipartition simultanée.

3. A aucun moment, dans ces deux espèces, le caryosome ne représente à lui seul tout le noyau; il en résulte qu'à aucun moment le noyau ne peut être considéré comme « polyénergide ».

4. Le macrogamète de l'*Adelea ovata* ne présente pas de division réductionnelle immédiatement avant la fécondation.

BIBLIOGRAPHIE.

1909 *Awerinzew* : Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte von Coccidien aus dem Darm. v. Cerebratulus (Barouxia spiralis); Arch. f. Protist., Bd. 18.

1900 *Bonnet Eymard* : Sur l'évolution de l'Eimeria nova; C. R. Soc. Biol.

1899 *Caullery et Mesnil* : Sur quelques parasites internes des Annélides; Miscellanées biologiques dédiées à GIARD, Paris.

1899 » : Sur les parasites internes des Annélides; C. R. Congrès A. F. A. S., Boulogne.

1910 *Chagas* : Cytologische Studien über Adelea hartmanni; Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, t. II.

1910 *Debaisieux* : Recherches sur les Coccidies. I. Klossia helicina; La Cellule, t. XXVII.

1907 *Dobell* : Observations on the life-history of Adelea ovata; Proceedings of Royal Soc., Série B., vol. 79.

1909 *Hartmann* : Polyenergide Kerne; Biolog. Centralbl., Bd. 29.

1911 » : Die Konstitution der Protistenkerne. Jena, Fischer.

1910 *Hartmann et Chagas* : Flagellaten-Studien; Memorias Inst. Oswaldo Cruz, t. II.

1911 *Hesse* : Sur le genre Adelea à propos d'une nouvelle Coccidie des Oligochètes; Arch. Zool. exp. et génér., Notes et revues, 5e série, t. VII.

1909 *Jollos* : Multiple Teilung u. Reduktion bei Adelea ovata; Arch. f. Protist., Bd. 15.

1908 *Keysselitz* : Die Entwicklung v. Myxobolus pfeifferi; Arch. f. Protist., Vol. 11.

1907 *Kunze* : Ueber Orcheobius herpobdellæ; Arch. f. Protist., vol. 9.

1904 *Léger* : Sporozoaires parasites de l'Embia solieri; Arch. f. Protist., vol. 3.

1907 » : Les schizogrégarines des trachéates. I. Ophryocystis; Arch. f. Protist., vol. 8.

1911 » : Caryospora simplex. Coccidie monosporée et la classifi. des Coccidies; Arch. f. Protist., vol. 22.

1903 *Léger et Duboscq* : Recherches sur les myriapodes de Corse et leurs parasites; Arch. Zool. exp. et génér. (4), vol. 1.

1910 » : Selenecoccidium intermedium et la systématique des sporozoaires; Arch. Zool. exp. et génér. (5), vol. 5.

1907 *Moroff* : Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula; Arch. f. Protist., vol. 8.

1911 » : Untersuchungen über Coccidien. II. Klossia vitrina; Arch. f. Protist., vol. 23.

1903 *Perez* : Le cycle évolutif de l'Adelea mesnili; Arch. f. Protist., vol. 2.

1900 *Schaudinn* : Untersuchungen über Generationswechsel bei Coccidien; Zool. Jahrb., Bd. 13.

1902 » : Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica; Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt, Berlin, Bd. 18.

1897 *Schaudinn et Siedlecki* : Beitrag zur Kenntnis der Coccidien; Verh. der D. Zool. Gesellschaft.

1875 *Schneider* : Contribution à l'histoire des grégarines des invertébrés de Paris et de Roscoff; Arch. Zool. expér. et génér., vol. 4.

1880 » : Coccidies nouvelles ou peu connues; Tabl. zool., vol. 1.

1892 » : Coccidies nouvelles; Tabl. zool., vol. 2.

1898 *Siedlecki* : Reproduct. sexuée et début de la sporulat. chez la Coccidie du Triton (Coccidium proprium); C. R. Soc. Biol.

1899 » : Etude cytolog. et cycle évolutif de l'Adelea ovata; Ann. Instit. Pasteur, v. 13.

1905 » : Ueber die Bedeutung des Karyosoms; Bulletin Acad. Sc. Cracovie (Class. sc. et math.).

1907 » : Ueber die Struktur und Lebensgeschichte von Caryotropha mesnili; Ibid.

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous nos dessins furent exécutés au moyen de la projection par le prisme à dessiner, la projection se faisant au niveau de la platine du microscope. Les combinaisons optiques (ZEISS) *employées furent :*

FIG. **1** à **8**. — **15** à **17**. — **27** à **34**. — **50** à **56**.	Obj. 1,30. Dist. f. 2 mill. X oc 18 (grossissement linéaire : 2250).
FIG. **9** à **14**. — **18** à **26**. — **35** à **49**. — **57** à **60**.	Obj. 1.30. Dist. f. 2 mill. X oc. 12. (grossissement linéaire : 1500).

PLANCHE I.

Adelea ovata A. SCHNEID.

FIG. **1**. *Mérozoïte* adulte et libre, caryosome unique.

FIG. **2** et **3**. Le mérozoïte se ramasse sur lui-même, devient plus trapu.

FIG. **4** *Schizonte.* Le noyau est très développé et s'apprête à se diviser. A côté du caryosome unique, il y a deux granules reliés par un filament unissant. Ils représentent probablement le résultat de la division du centrosome.

FIG. **5**. Première division schizogonique, montrant la division du caryosome.

FIG. **6** et **7**. Première division schizogonique.

FIG **8**. Schizonte à deux noyaux : dans l'un d'eux le caryosome s'est déjà divisé en deux caryosomes-filles.

FIG. **9**. Schizonte à quatre noyaux.

FIG. **10**. Schizonte à huit noyaux. Deux noyaux sont en division.

FIG. **11**. Schizonte à nombreux noyaux au repos. Ces noyaux présentent l'aspect étoilé, c'est-à-dire le rayonnement autour du caryosome central de la masse chromatique filamenteuse.

FIG. **12**. Les noyaux du schizonte se disposent à la périphérie du protoplasme, celui-ci se masse autour de chaque noyau, et l'individualisation des futurs mérozoïtes commence, de la périphérie vers le centre.

FIG. **13**. Idem. Aspect d'un schizonte en coupe.

FIG. **14**. Nombreux mérozoïtes individualisés, encore inclus dans la membrane du schizonte. L'un de ces mérozoïtes (X) montre un caryosome double.

FIG. **15**. *Mérozoïte* libre. De nombreux grains éosinophiles éparpillés dans le protoplasme masquent un peu les contours du noyau, qui, par le fait, prend un aspect chromidial.

FIG. **16**. *Macrogamète*. Premier stade de l'accroissement; des corpuscules éosinophiles sont répartis dans le protoplasme, le noyau a repris ses contours nets.

FIG. **17**. Idem.

FIG. **18**. Macrogamète adulte, à noyau central. Un *microgamétocyte* à noyau unique est accolé au macrogamète.

FIG. **19**. Macrogamète dont le noyau se porte à la périphérie; un microgamétocyte y est accolé et présente quatre noyaux à masse compacte, qui, en se libérant, donneront les quatre microgamètes.

FIG. **20**. Macrogamète mûr. Le noyau périphérique montre le ramassement du réseau éosinophile; au centre de celui-ci on voit encore des traces de caryosome, dont la substance diffIue probablement dans le réseau. Quatre *microgamètes* libres sont accolés au macrogamète.

FIG. **21**. *Fécondation*. Le microgamète (X) pénètre dans le noyau du macrogamète, noyau qui s'étire en fuseau traversant toute la cellule.

FIG. **22**. *Sporogonie*. Le noyau fécondé situé à la périphérie de la cellule subit la première division sporogoniale.

FIG. **23**. Sporogonie, stade à quatre noyaux au repos, le caryosome est très indistinct. Dans un des noyaux (X), on le voit assez nettement.

FIG. **24** Sporogonie; divisions nucléaires.

FIG. **25**. Le protoplasme se masse autour de chaque noyau, processus qui conduit à la formation des sporocystes.

FIG **26**. *Sporocystes*. Les noyaux commencent à se diviser.

FIG **27**. Idem. Apparition d'une grande vacuole centrale.

FIG. **28** et **29**. Idem. Les deux noyaux-filles s'isolent, une grande vacuole s'est formée à la périphérie et est éliminée.

FIG. **30**. Les deux *sporozoïtes* presque individualisés sont disposés, tel un anneau, autour de la vacuole centrale sphérique. (Vue de profil.)

FIG. 31. Deux sporozoïtes recourbés en croissant, à noyau terminal, entourent la vacuole centrale (vue de face). Cette vacuole centrale est tapissée intérieurement de granules réfringents.

PLANCHE II.

Coccidium lacazei SCHAUD.

FIG. 32 à 34. *Mérozoïtes* adultes et libres. Le noyau contient plusieurs granules caryosomiens d'aspect très varié. Dans le protoplasme, granulations diverses.

FIG. 35 et 36. Le mérozoïte se ramasse sur lui-même et devient plus trapu; c'est le premier aspect du *schizonte*. Le noyau contient plusieurs granules caryosomiens bien développés.

FIG. 37. Début de la première division schizogoniale. Le réseau filamenteux-granulaire du noyau devient plus apparent. Les travées du réseau s'orientent.

FIG. 38 et 39. Première division schizogoniale. Le réseau nucléaire se divise en deux portions, auxquelles les granules caryosomiens sont irrégulièrement répartis.

FIG. 40. Secondes divisions schizogoniales. Dans un des noyaux le centrosome, déjà divisé en deux, est visible en dehors du caryosome.

FIG. 41 et 42. Divisions schizogoniales. On voit également des noyaux au repos, et chacun ne présente plus qu'un seul caryosome.

FIG. 43. Le protoplasme s'individualise autour de chaque noyau. La plupart des noyaux n'ont qu'un seul caryosome.

FIG. 44. Individualisation des mérozoïtes. Le caryosome se divise dans chaque noyau.

FIG. 45. Mérozoïtes individualisés, contenant généralement aux deux extrémités du noyau un caryosome. Ces deux granules caryosomiens restent parfois unis par un filament colorable.

FIG. 46 *Microgamétogonie.* Noyaux au repos à aspect étoilé et noyaux en division. Une déchirure accidentelle de la plasmodie permet de voir très bien le détail d'une de ces divisions nucléaires.

FIG. 47. Les noyaux au repos à aspect étoilé se disposent à la périphérie du protoplasme.

FIG. 48. Le réseau nucléaire se condense (×).

FIG. 49. Idem, le caryosome apparaît dans la masse condensée du noyau (×). Aux dépens de ces noyaux se forment des *microgamètes.*

FIG. 50. Mérozoïte libre. Aux deux extrémités du noyau on voit un caryo-

some; ils sont unis par un filament colorable. Le protoplasme est libre de toute enclave.

FIG. **51.** Le mérozoïte se ramasse sur lui-même.

FIG. **52** à **54**. Dégénérescence d'un des caryosomes Quelques granules éosinophiles dans le protoplasme.

FIG. **55** et **56** Premiers aspects d'accroissement du macrogamète. Caryosome unique, granules colorables par l'azur éparpillés dans le protoplasme. Surtout au voisinage du noyau.

FIG. **57.** Macrogamète adulte.

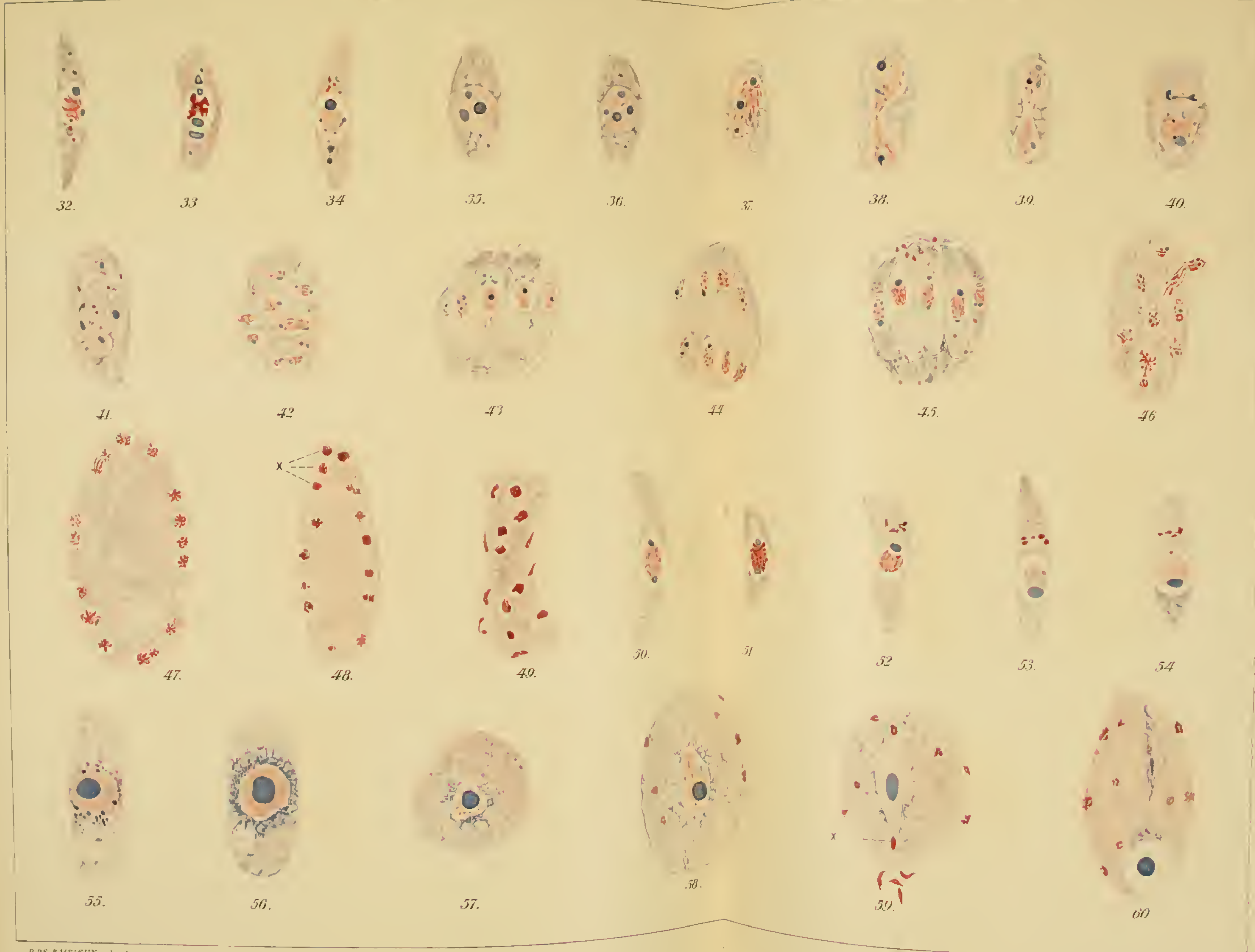
FIG. **58.** Le noyau du macrogamète, dans lequel le caryosome persiste comme tel, s'étire en fuseau de manière à entrer en contact avec la paroi cellulaire. A la surface de la cellule sont éparpillés quelques amas de substance réfringente légèrement pigmentaire (produits de déchet).

FIG. **59.** Idem. Dans le noyau fusiforme du macrogamète pénètre un microgamète (X). En dehors du macrogamète, quelques microgamètes libres.

FIG. **60** Après la fécondation, le noyau se ramasse en sphère; le caryosome reste inclus. Dans le protoplasme on voit une travée de substance colorable, trace laissée par le noyau fusiforme rétracté. A la surface de la cellule, quelques amas de granules de déchet

TABLE DES MATIÈRES.

Coccidium lacazei Schaud.



P. DE BAISIEUX, ad nat. pinx.

Chromolith. J. L. GOFFART, Bruxelles

Adelea ovata A. Schneid.



P. DE BEAUCHAMP ad nat pinx

Chromolith J. L. GOFFART, Bruxelles

LA SPERMATOGÉNÈSE DANS LES MAMMIFÈRES

I. L'évolution de l'élément chromatique dans la spermatogénèse du Rat

PAR

Lucien VAN HOOF,

CANDIDAT EN MÉDECINE

(*Mémoire déposé le 12 mai 1911.*)

LA SPERMATOGÉNÈSE DANS LES MAMMIFÈRES

I. L'évolution de l'élément chromatique dans la spermatogénèse du Rat

INTRODUCTION.

Le lecteur s'étonnera sans doute de nous voir aborder un sujet qui fut déjà maintes fois l'objet d'études minutieuses. Mais nous n'avons nullement l'intention de reprendre par les moindres détails tous les phénomènes qui relient la spermatogonie à la spermatide. Notre mémoire sera simplement une contribution aux travaux complets antérieurs et nous voulons uniquement analyser quelques parties de la question pour les approfondir.

Les auteurs qui ont appliqué leurs recherches aux testicules des Batraciens ont été à même de découvrir des faits assez nombreux et assez clairs pour étayer plusieurs théories sur le mécanisme de la réduction numérique des chromosomes. Et cependant le désaccord règne encore toujours au sujet de cette question.

Mais dans les testicules des mammifères on est loin de trouver des figures assez nettes et assez claires pour amener la question de la réduction numérique à une solution définitive. Cependant on peut, à notre avis, en s'inspirant des études faites sur les Batraciens, établir une sériation des auxocytes qui se rapproche de la leur. C'est ce procédé qui nous a servi de ligne de conduite dans notre travail, et qui souvent nous a aidé à rapprocher ces schémas malgré les divergences qui semblent séparer les mammifères des autres animaux.

Beaucoup d'auteurs ont étudié la spermatogénèse des mammifères et, si nous ne tenons compte que des plus récents, nous citerons von Ebner (9), v. Lenhosseck (23), Duesberg (7) et Regaud (30), qui analysèrent le rat, van Mollé (27), l'écureuil, Schoenfeld (31), le taureau, etc.

Il est curieux de constater combien les descriptions de ces divers auteurs, concordantes dans la ligne très générale, sont divergentes et même contradictoires dans les détails les plus importants. Faut-il croire que chaque mammifère a aussi un type histologique si distinct qu'on ne puisse établir un schéma unique? Ou bien les divergences ne résultent-elles que de l'interprétation? C'est ce que nous examinerons plus tard, nous réservant de faire remarquer au lecteur que l'unité du schéma et du mécanisme de réduction est infiniment probable, non seulement pour la classe des mammifères, mais pour l'ensemble des êtres.

Tel est donc l'état de la question. Il s'agit d'établir les phénomènes spéciaux qui accompagnent la formation de l'élément chromatique du spermatocyte et le sort de ce dernier pendant les cinèses de maturation. Ce sont ces deux points délicats que nous tâcherons d'éclaircir en décrivant avec soin ce que nous avons vu.

Notre but est donc de démêler dans le Rat l'évolution des spermatocytes, principalement pendant la période qui correspond au synapsis des autres mammifères et pendant les deux cinèses de maturation.

MÉTHODE DE TRAVAIL.

Nous nous sommes servi de deux espèces de rats :

1° le rat ordinaire : *Mus rattus;*

2° le rat surmulot albinos : « *Mus decumanus* Pall. variété albinos ».

Jamais nous n'avons observé de véritable différence de structure dans les testicules de ces deux espèces.

Les testicules ont été fixés d'après différentes méthodes. Tantôt nous avons pris l'organe, immédiatement après avoir sacrifié l'animal; tantôt nous avons procédé par vivisection. Le plus fréquemment nous avons suivi la méthode suivante : l'animal vivant fixé sur la table était ouvert avec précautions, et le testicule saisi au pli de l'aine amené sous le ligament inguinal de manière à ne montrer au jour qu'une petite partie de son volume, afin d'éviter l'action du froid. A ce moment nous injectons le liquide

fixateur en plein milieu du testicule et sous l'albuginée au moyen d'une seringue de Pravaz, le fixateur étant maintenu à la température du corps de l'animal. L'écheveau des tubes séminifères étant très lâche, nous pouvions espérer ainsi une fixation complète, rapide, homogène et fidèle. Ensuite le testicule excisé et découpé en menus morceaux fut abandonné à l'action des fixateurs pendant le temps nécessaire. Les fixateurs que nous avons utilisés sont les solutions de Carnoy et de Gilson, les liquides de Herman, de Flemming, de Bouin, de Benda, le bichromate acétique (Tellyeniczky), la solution de v. Lenhosseck, etc.

Nous ne pourrions dire quel est le meilleur de ces fixateurs, chacun d'eux ayant ses avantages propres. Ainsi les solutions de Flemming, Benda et Tellyeniczky nous permirent des colorations spécialement électives, mais sont moins fidèles. Au point de vue de la finesse et de la netteté des derniers détails, la solution de Carnoy nous a donné pleine satisfaction.

Les objets ont été enrobés dans la paraffine et débités en coupes d'épaisseur variant en général de 1 μ à 7,5 μ.

Nous avons coloré nos préparations par diverses méthodes : la triple coloration de Flemming, — la double coloration que conseille Regaud, hématéine safranine, sur les objets fixés au mélange de Tellyeniczky ou bien à la solution de Gilson suivie de mordançage chromique, — la coloration de Miss Robertson, — les colorations à l'hématoxyline de Delafield et l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. De toutes ces méthodes la plus précieuse et celle qui nous a donné les plus fidèles résultats est celle de l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

Les préparations furent examinées au microscope de Winkel, muni de l'objectif à la fluorite de Winkel de distance focale 1,4 mm. et des oculaires compensés 2 et 6 de Winkel.

Ce travail a été exécuté au Laboratoire de Cytologie et de Biologie de l'Institut Carnoy, Université de Louvain, sous la direction de Monsieur le Professeur Janssens. Nous ne saurions assez exprimer notre reconnaissance pour l'obligeance extrême que notre maître a mise à nous aider et à guider nos pas dans cette question difficile de spermatogénèse, et nous tenons à déclarer que sans son appui, sans son expérience de la question, sans ses conseils précieux, nous ne serions jamais venu à bout de mener ce mémoire à bonne fin. Il a même poussé la bonne grâce jusqu'à nous passer ses excellentes préparations et quelques dessins et notes qu'il avait antérieurement élaborés. Nous lui en exprimons ici notre sincère gratitude.

CHAPITRE I.

La sériation histologique des divers stades de l'évolution spermatocytaire.

Plusieurs auteurs ont entrepris cette tâche difficile de grouper en phases et en stades les divers cycles superposés de l'épithélium séminal et de donner à chacun des aspects observés un âge par rapport à l'ensemble des autres endroits.

Déjà en 1885 Brown (5) avait fixé par le dessin dix de ces stades, Benda (1) en trouvait six (1887) basés sur la situation et la forme des spermatides et spermatozoïdes.

v. Ebner (10) (1888), v. Lenhosseck (22) (1898) et Schoenfeld (13) (1901) décrivirent également divers stades, mais leur classification nous semble plus arbitraire.

Regaud (30) (1901) reprit le système de classification et le basa sur les faits suivants :

1. Les transformations et les changements de place des spermatides et des spermatozoïdes,
2. L'évolution des corps résiduels,
3. La condensation de la chromatine dans le noyau des spermatides,
4. Les affinités de la chromatine pour l'hématéine ou pour la safranine,
5. Les cinèses des spermatocytes,
6. Les divisions spermatogoniales.

Cet auteur divise l'onde spermatogénétique en quatre phases suivant le nombre de générations des éléments : spermatocytes I, spermatocytes II et spermatides. Voici ces quatre phases :

1re Phase	spermies	1 génération.
	spermatocytes I	1 génération.
2me Phase	spermies	1 génération.
	spermatocytes II	1 génération.
	spermatocytes I	1 génération.
3me Phase	spermies	2 générations.
	spermatocytes I	1 génération.
4me Phase	spermies	2 générations.
	spermatocytes I	2 générations.

Nous devons admettre cette division en phases comme répondant à la réalité et comme basée sur un système simple, logique et caractéristique.

Mais nous ne pouvons admettre les stades suivant lesquels REGAUD (30) subdivise ces phases spermatogénétiques. Nous concédons volontiers que cette division est nette et claire, et permet à un faible grossissement de reconnaitre le moment chronographique de l'onde qu'on a sous les yeux, mais :

1. L'auteur a basé sa sous-division sur l'évolution et le changement de place des spermies, l'auteur ne parlant que des corps résiduels et de la condensation chromatique. Or, il ne s'agit pas ici de l'évolution totale; de plus, ces faits n'ont aucun intérêt au point de vue du point capital qui nous occupe : la réduction numérique.

2. REGAUD envisage comme élément de distinction l'affinité de la chromatine, élective à certains moments pour l'hématéine, à d'autres pour la safranine. Ceci encore une fois n'a qu'un intérêt secondaire vis-à-vis des questions délicates et importantes de l'évolution auxocytaire, et de plus cette sériation suppose une méthode de coloration spéciale.

3. En se basant sur d'autres éléments tout aussi caractéristiques et bien plus importants, on peut arriver à établir une division en périodes plus nettes et plus logiques.

Nous convenons cependant que le procédé de REGAUD est élégant et clair, nous l'avons d'ailleurs reproduit en répétant sa méthode de coloration (l'hématéine-safranine) et nous avons réussi. Les diverses nuances et les caractères des spermatides individualisent très clairement les divers âges suivant la description que donne REGAUD et que nous avons pu suivre avec toute facilité. Mais par le fait même qu'on se trouve astreint à un procédé de coloration spécial, la méthode de REGAUD apparait comme peu pratique, car à divers stades, comme nous le démontrerons plus loin, l'hématéine et la safranine colorent brutalement des cellules où l'hématoxyline ferrique laisse deviner les moindres détails de structure. Or, à notre point de vue, un grand nombre de ces détails sont précieux, car nous pensons y trouver un ordre de choses que l'on n'a pas encore soupçonné chez le Rat, et à peine chez quelques mammifères : le mécanisme des stades leptotène et amphitène ou la formation des éléments chromatiques et leur destinée propre pendant les cinèses. REGAUD n'admet pas ces stades, il n'est donc pas étonnant qu'il n'en ait pas tenu compte en établissant le schéma de sa sériation.

Nous avons donc basé notre système uniquement sur les aspects

que présentent les divers auxocytes et les spermatogonies pendant leur développement et leurs cinèses.

Nous ne prétendons nullement substituer notre sériation à celle de Regaud, ni imposer notre système si ce n'est en tant que complément du précédent. Par la fusion de ces deux systèmes nous croyons qu'il est possible d'obtenir un résultat définitif qui sera la vraie sériation histologique.

Nous dénommerons nos divers stades par le caractère principal qui les fixe et qui se trouve en tête des paragraphes suivants où nous les décrivons en peu de mots. Ces stades sont les suivants :

Stade I. *Stade des cinèses des spermatogonies poussiéreuses. Il comprend aussi les homœotypies.*

Les spermatogonies de 1r ordre sont en division.

Les spermatocytes I correspondent à la période synaptène.

Les spermatocytes II sont en division, ou très voisins de la division.

Ce stade peut donc présenter trois variétés :

a) les cinèses spermatogoniales *coïncident* avec les cinèses homœotypiques, ce qui n'est pas rare et ce que nous avons figuré, fig. **01**;

b) les cinèses spermatogoniales *devancent* les homœotypies;

c) - - *retardent* sur -

Ce stade correspond au stade 6 de Regaud et rentre dans la 2me phase. Voir fig. **01**.

Notre fig. **01** montre nettement la coïncidence de l'homœotypie avec la 1re division spermatogoniale. De plus les spermatocytes II forment divers rangs dont les uns en imminence de division ne montrent cependant pas encore de chromosomes fissurés, et dont les autres plus centraux montrent des figures homœotypiques avancées. A cet endroit l'on peut trouver tous les noyaux des grandes spermatogonies en imminence de cinèse ou en cinèse comme ceux que nous figurons, fig. **(01) 1**, **(01) 2**, **(01) 3**. Certains montrent des fissurations de chromosomes en anaphase imminente. On trouvera également des stades correspondant à l'époque synaptique des autres mammifères (amphitènes), fig. **18**. A la partie la plus interne du tube se trouvent des cinèses homœotypiques et des spermatides jeunes comme aux fig. **01-61**, **01-62**, **01-63**, **01-64**, **01-65**, **01-66**, **01-67**. Nous trouvons ici à un seul endroit le début et la fin de l'évolution spermatogoniale-spermatocytaire, c'est-à-dire la 1re cinèse spermatogoniale et la

naissance des spermatides. C'est pour ce motif que nous avons choisi ce stade comme le premier de la série, car il montre le premier pas que fait la cellule souche dans son évolution sexuelle, et il est le nœud où se lient les deux premiers cycles de la spermatogénèse. Ce stade comprend beaucoup d'éléments, mais ceux-ci étant le siège d'un travail actif, il n'est cependant pas long.

Stade II. *Stade des spermatogonies croûtelleuses.*

Nous y trouvons :

Des spermatogonies du deuxième ordre, « croûtelleuses » ou « poussiéreuses ». Voir FIG. 02-4.

Des spermatocytes du 1r ordre au stade *amphitène*, FIG. 011-23.

Des spermatides jeunes, FIG. 02 = stade 7 de REGAUD.

Stade III. *Stade des cinèses des spermatogonies croûtelleuses.*

Les spermatogonies croûtelleuses subissent toutes brusquement la cinèse, FIG. 03-5 à 03-8.

Des spermatocytes I au stade *amphitène.*

Des spermatides jeunes évoluant avec lenteur, FIG. 03 = stade 9 de REGAUD.

Stade IV. *Stade des spermatocytes croûtelleux, cœxistant avec les spermatocytes amphitènes.*

Des jeunes spermatocytes I ressemblant à des spermatogonies, FIG. 04-9 et 05-10, mais plus petits.

Des spermatocytes I au stade *amphitène*, voisins du stade pachytène, FIG. 012-24.

Des spermatides en évolution, encore sphériques, FIG. 04 et 05 = stade 9 à 12 de REGAUD,

Stade V. *Stade des noyaux pachytènes.*

Des jeunes spermatocytes I ressemblant encore toujours aux spermatogonies, FIG. 05-11.

Des spermatocytes I au stade pachytène, FIG. 0 3-26 et 013-27.

Des spermatides évoluant lentement, FIG. 05, 013, 014 = stade 1 et 2 de REGAUD.

Stade VI. *Stade des noyaux diplotènes au début.*

Des jeunes spermatocytes semblables aux spermatogonies.

Des spermatocytes I montrant le début du strepsinéma, fig. **015-28**, **015-29**.

Des spermatides, fig. **015** = stade 3 de Regaud.

Stade VII. *Stade des noyaux leptotènes.*

Jeunes spermatocytes I au stade leptotène, fig. **06-12**.

Spermatocytes I au stade strepsinéma, fig. **016-30**.

Spermatides, fig. **06** = stade 3 de Regaud.

Stade VIII. *Stade amphitène-diplotène.*

Tous les noyaux de spermatocytes I montrent des filaments doubles :

Spermatocytes I au stade amphitène au début, fig. **07-13** à **010-20**.

Spermatocytes I au stade strepsinéma, fig. **017-31** à **018-32**.

Spermies à manchettes, fig. **07** à **010**, et **016** à **018** = stade 4 de Regaud.

Stade IX. *Stade des dyades.*

Spermatocytes I, achèvement du stade amphitène, mais cet achèvement sera long et durera jusqu'au stade IV du cycle suivant.

Spermatocytes I au stade du strepsinéma, grands noyaux à filaments nettement doubles, évoluant jusqu'à la dissolution de la membrane nucléaire à la prophase hétérotypique, v. fig. **018-32** à **024-38**. Ce sont les dyades.

Spermatides très avancées, fig. **019** à **024** inclusivement = stades 4 et 5 de Regaud.

Stade X. *Stade des hétérotypies.*

Spermatocytes I montrant un amphitène nettement achevé.

Spermatocytes I en cinèse hétérotypique, v. fig. **025-39** à **029-54**.

Les spermatozoïdes mûrissent pendant ce stade et atteignent un état très avancé, fig. **025** à **029** = stade 5 de Regaud.

STADE XI. *Stade de l'intercinèse de* GRÉGOIRE (*cellules d'*EBNER).

Spermatocytes I au stade amphitène.

Spermatocytes II ou cellules d'EBNER à leur phase de repos jusqu'au moment où elles se préparent à l'homœotypie, FIG. 029-54 à 031-60.

Spermatozoïdes avancés, FIG. 030 et 031 = stade 6 de REGAUD.

Voici l'ordre de correspondance de ces stades avec ceux de REGAUD :

VAN HOOF.		REGAUD.	
Stade I	(FIG. 01)	Stade 6	— Phase II.
— II — III	(FIG. 02) (FIG. 03)	Stade 7 8	— Phase III.
— IV	(FIG. 04 et 05).	Stades 9 10 11 12	— Phase IV.
— V	(FIG. 05, 013, 014) . . .	Stades 1 2	— Phase I.
— VI — VII	(FIG. 015) (FIG. 06)	Stade 3	
— VIII	(FIG. 07 à 010, et 016 à 018)	Stade 4	
— IX	(FIG. 019 à 024)	Stades 4 5	
— X	(FIG. 025 à 029)	Stade 5	
— XI	(FIG. 030 à 031)	Stade 6	— Phase II.

Ce qui ressort de cette comparaison, c'est que

1° nous nous accordons parfaitement avec REGAUD en ce qui concerne les diverses phases de l'onde;

2° nous comprenons en un seul stade, le stade IV, les stades 8, 9, 10, 11 et 12 de REGAUD.

Pendant ces stades, REGAUD décrit la fasciculation, la rétraction et l'expulsion des spermatozoïdes, ainsi que leur élimination du tube séminifère. Ces détails ont certes une grande importance *histologique* et pourraient donner lieu à la subdivision de notre stade IV en cinq périodes successives. Mais l'importance cytologique au point de vue qui nous occupe dans l'étude qui suit, est beaucoup moindre. Ce stade IV est très long, et le plus long

de tous; et cependant les éléments spermatogoniaux et spermatocytaires y subissent au fond peu de variations. Toute l'activité du tube séminifère semble concentrée dans les changements de place et de forme que subissent les spermatozoïdes. Du moment où ceux-ci auront disparu, l'ancienne génération de spermatocytes du 1r ordre se transformera activement pour gagner par le stade pachytène et le diplotène les cinèses du stade X. Le stade VII est le plus court, car les noyaux leptotènes achevés évoluent avec une grande rapidité; ce stade a environ la durée du stade X, pendant lequel se produit l'hétérotypie, et, par conséquent, la même fréquence.

CHAPITRE II

La sériation cytologique des divers stades de l'évolution spermatocytaire.

Division générale.

A l'examen des divers stades que présente l'épithélium séminal du Rat, nous avons pu distinguer diverses étapes bien nettes que nous étudierons successivement.

1. Les grandes spermatogonies qui en se divisant donnent naissance aux spermatogonies du 2d ordre. Celles-ci sont
   a) croûtelleuses,
   b) poussiéreuses.
2. Les petites spermatogonies ou spermatogonies du 2me ordre :
   a) les poussiéreuses ne se divisent pas immédiatement,
   b) les croûtelleuses subissent une cinèse donnant naissance aux jeunes spermatocytes du 1r ordre.
3. Les jeunes spermatocytes I évoluent jusqu'au stade leptotène, stade des filaments fins.
4. Ces filaments s'accolant longitudinalement, on aura le *long* stade amphitène.
5. Par la fusion des filaments accolés les spermatocytes I évoluent au court stade pachytène.
6. Bientôt les filaments se fissurent : strepsinéma.
7. Les dyades résultant de cette fissuration évoluent en tétrades au moment même où le fuseau hétérotypique en entraine les moitiés aux pôles de la cellule.

8. Les spermatocytes II ainsi formés se préparent bientôt à l'homœotypie ; il y a des filaments clivés longitudinalement, ou des chromosomes doubles.

9. Les moitiés de ces chromosomes sont entraînées aux pôles de la figure homœotypique. A la suite de cela il se forme des spermatides.

§ I. Les spermatogonies.

Les spermatogonies ont fait l'objet de l'étude très approfondie et très minutieuse de plusieurs auteurs, notamment Duesberg (7) et surtout Regaud (30). Ces derniers ont décrit toutes les formes de cellules que l'on peut découvrir dans cet ordre dans l'épithélium séminal.

Duesberg décrit deux catégories de noyaux de spermatogonies. Les uns, ovoïdes, aplatis contre la membrane, peuvent avoir des dimensions variables et correspondent aux spore-cells de Brown, aux Stammzellen de Benda, aux cellules indifférentes de Schoenfeld, aux spermatogonies à noyaux poussiéreux de Regaud.

Les autres, plus réguliers, contiennent des grosses granulations et des croûtelles intensément colorables; ils correspondent aux noyaux croûtelleux de Regaud.

S'abstenant de définir les rapports de filiation de ces deux espèces de spermatogonies, Duesberg se contente d'affirmer que les noyaux croûtelleux donnent naissance aux spermatocytes, et il admet que les spermatogonies poussiéreuses forment la souche de tout l'épithélium séminal. N'ayant pu observer la division de la spermatogonie poussiéreuse, il ne s'avance pas à admettre l'hypothèse que celle-ci, se multipliant, donnerait naissance à des spermatogonies de réserve d'une part, et d'autre part à des spermatogonies croûtelleuses.

Regaud a entrepris une étude très détaillée de la question afin d'aboutir à la meilleure hypothèse concernant la filiation des divers éléments spermatogoniaux. Cependant il fait entrer en ligne de compte un nouvel élément, des amitoses, qu'il aurait observées au stade 7 de sa sériation (nos stades II et III). Il propose deux hypothèses qu'il dénomme : hypothèse des karyocinèses nodales et hypothèse des amitoses nodales; il n'ose prononcer à laquelle il croit devoir se tenir.

Nous n'essayerons pas d'analyser ici les moyens et les faits d'observation détaillés qui ont amené cet auteur à ces deux hypothèses, car nous

croyons que le procédé qui se contente d'examiner uniquement l'épithélium séminal adulte sera toujours incomplet ou obscur. En effet, plusieurs sortes de cellules entre lesquelles le doute serait possible se superposent ici : ce sont les cellules de Sertoli qui, de l'avis de plusieurs auteurs, Duesberg (7), Benda (1), Schoenfeld (31), proviendraient par transformations successives des spermatogonies poussiéreuses; ce sont, de plus, les spermatogonies à divers âges et de diverses formes, les poussiéreuses considérées comme éléments souches, les croûtelleuses évoluant vers le stade de spermatocytes. Même les jeunes spermatocytes par leur grande ressemblance avec les spermatogonies, ajoutent un élément de confusion de plus.

Nous pensons que la seule méthode qui pour le moment pourra jeter quelque clarté sur cette question si complexe doit être empruntée à l'embryologie et à l'anatomie comparée.

Dans les Batraciens, à l'état embryonnaire, la gonade présente un certain nombre d'acinis. » Les cellules qui en tapissent les parois », dit Janssens (12), » sont considérées comme dérivant d'une seule cellule-mère primitive.

» Les cinèses qui s'y passent sont identiques à celles que l'on observe dans d'autres parties du corps; ce sont des cinèses somatiques. Les cellules ainsi formées sont les *gonies primitives* de la glande, qui deviendront spermatogonies ou oogonies. Après un certain nombre de divisions, les gonies cessent pendant quelque temps de se diviser et pourront rester comme telles dans la glande pendant un temps variable. Elles deviennent le siège d'un métabolisme intense.... leur protoplasme devient abondant et le noyau se plisse jusqu'à prendre l'aspect d'un noyau polymorphe. Ce sont là ce qu'on appelle les *gonies mères*. On ne sait.... si ces divisions se continuent après l'âge adulte.... A certains moments.... un certain nombre de ces cellules se remettent en cinèse et produisent, par divisions successives, des amas cellulaires appelés cystes ou nids; ce sont les *petites gonies*. Le nombre de ces divisions est déterminé et caractéristique pour chaque gonade et pour chaque espèce animale.... il est le plus petit dans les mammifères.... Les ovogonies ou spermatogonies ainsi formées entrent maintenant dans.... l'étape auxocytaire. «

Nous retenons de ce résumé trois faits importants.

1. Au dépens de la cellule-mère se sont formées les *gonies primitives*.

2. Celles-ci subissent un métabolisme donnant au noyau des aspects polymorphes.

3. Les *gonies-mères* ainsi formées produisent par division des nids de petites gonies.

Nous pouvons comparer cette évolution préspermatogénétique à l'hypothèse suivante, déjà formulée antérieurement.

Les spermatogonies poussiéreuses, considérées comme la souche de tout l'épithélium séminal, joueraient le rôle des gonies primitives, en se divisant à une époque bien déterminée et en donnant naissance de cette façon à un certain nombre de gonies primitives semblables aux premières.

Même certaines subissent un métabolisme leur donnant peut-être un aspect polymorphe faisant croire à des amitoses comme celles que REGAUD signale au stade 7 de sa sériation. De fait celles-ci restent des spermatogonies poussiéreuses, ou Stammzellen, cellules de réserve pour la division suivante.

D'autres évoluent en spermatogonies croûtelleuses qui, se divisant au stade III, donnent naissance, aux petites gonies, ou plus exactement, aux spermatocytes du 1r ordre.

Quoi qu'il en soit, voici les faits que nous avons observés et que le lecteur trouvera assez conformes à l'hypothèse précédente.

Au stade I de notre sériation on remarque, au voisinage de la membrane du tube, divers types de noyaux de spermatogonies.

1. *Stade de repos.* — Les spermatogonies poussiéreuses sont grandes, le suc nucléaire est clair et les granulations sont nettes et grandes. — Les spermatogonies poussiéreuses, de grandeur et de formes variables, se rencontrent à tous les stades.

2. *Stade spirème.* — Des spermatogonies montrent un noyau considérable, de forme ovoïde, contenant des filaments nets à contours irréguliers et rugueux. Il serait difficile de dire si l'élément chromatique est unique ou formé de plusieurs chromosomes distincts. Ceux-ci sont situés directement contre la membrane et semblent y adhérer. Ce sont des spermatogonies poussiéreuses se préparant à la cinèse, FIG. 01-1.

Mais bientôt la taille des noyaux diminue en même temps que le filament chromatique devient régulier.

3. Nous trouvons ensuite des éléments à tous les stades de la cinèse. Cette figure cinétique est grande, les chromosomes sont nets et volumineux et l'ensemble présente l'aspect caractéristique de toutes les cinèses somatiques. Cependant nous n'avons pu compter le nombre de chromosomes, FIG. 01-2.

Nous avons pu observer dans les couronnes équatoriales un début de clivage des chromosomes, que nous avons représenté, FIG. 01-3. Nous insistons sur ce fait pour bien faire voir que le clivage n'apparaitra pas dans ces cinèses à une étape où le spirème est encore très ténu, comme c'est le cas des spermatocytes au stade diplotène. Elle n'est donc aucunement assimilable à la fissuration strepsinématique que nous décrirons plus tard dans les spermatocytes du premier ordre. Cette fissuration n'est certes pas aussi caractéristique que celle que Duesberg (7) représente à la fig. 3, planche X, dans une cinèse de spermatogonie croûtelleuse, mais elle n'en est pas moins réelle.

Nous nous dispenserons de décrire les spermatogonies croûtelleuses et poussiéreuses issues de cette cinèse, nous contentant de signaler qu'elles évoluent sans grandes modifications jusqu'au stade III où toutes les spermatogonies croûtelleuses subissent la division. Cette division est très semblable à la précédente et semble en être une copie en réduction; tout s'y passe de la même façon, mais sur des éléments plus petits. Les spermatogonies croûtelleuses se modifient lentement en spirème, FIG. 02-4, 03-5. Les chromosomes pelotonnés dans le noyau sont en nombre considérable, que nous avons pu estimer certainement supérieur à 24, FIG. 03-6. Ils n'en occupent pas seulement la périphérie, mais également le centre. Ces noyaux ont un diamètre moyen aux environs de 6 μ, FIG. 03-6. C'est alors que se produit la deuxième cinèse spermatogoniale, FIG. 03-7 et 03-8, donnant naissance aux jeunes spermatocytes du premier ordre.

Nous nous rallions à l'idée de Regaud (30) suivant laquelle les spermatogonies se divisent par caryocinèse à deux époques distinctes, c'est-à-dire que l'on peut établir deux périodes de divisions. Mais nous ne croyons pas que la cellule souche ne se diviserait que deux fois pour donner naissance à un si grand nombre de spermatocytes. Nous pensons donc avec Duesberg (7) que le nombre de ces divisions est supérieur à deux. D'autre part nous devons avouer n'avoir trouvé ces cinèses qu'aux stades I et III de notre sériation, alors que Regaud remarque indifféremment les premières cinèses un peu à tous les stades. De plus, en ce qui concerne les amitoses décrites par Regaud au stade 7 de sa sériation, nous avouons que malgré nos recherches nous n'avons rien observé qui pût nous convaincre de l'existence d'une *vraie amitose*. Cependant à ce stade et à bien d'autres nous avons fréquemment remarqué des formes curieuses de noyaux de spermatogonies poussiéreuses que nous avons assimilés plus haut aux

noyaux polymorphes des gonies primitives de batraciens embryonnaires.

Nous ne pourrions nous prononcer au sujet de l'unicité ou de la multiplicité du filament chromatique à la prophase de cette cinèse, mais pour le reste de l'évolution nous nous rangeons de l'avis de DUESBERG (7), surtout en ce qui concerne le clivage longitudinal des chromosomes aux anaphases. Enfin, un fait remarquable sur lequel nous insistons une dernière fois, c'est l'existence de spermatogonies poussiéreuses à tous les stades du tube séminifère, ceci étant un argument puissant en faveur de l'hypothèse exposée plus haut, et suivant laquelle ces spermatogonies formeraient la souche de tout l'épithélium séminal.

§ II. Les spermatocytes du premier ordre.

ARTICLE I. *Période antérieure à la formation du filament leptotène.*

C'est donc par la cinèse des petites spermatogonies au stade III que se sont formés les jeunes spermatocytes. Ces éléments se trouveront dans l'épithélium pendant les stades III, IV, V et VI avec leur forme caractéristique les rapprochant des spermatogonies dont elles sont issues, et ce fait démontre que les caryocinèses des spermatogonies croûtelleuses se sont produites en bloc au stade III.

Voici sommairement l'évolution de ces jeunes spermatocytes :

Après les cinèses précédentes le noyau se reconstitue rapidement, les filaments chromatiques subissent une modification profonde, ayant comme résultat de fournir quelques gros blocs chromatiques occupant la périphérie du noyau, ensuite une infinité de petites granulations suspendues dans le suc nucléaire. Le noyau est de structure obscure, FIG. 04-9. Il est aplati, entouré de fort peu de protoplasme et soulève presque la membrane propre du tube. Nous ne voulons pas insister sur la signification de ces phénomènes.

Bientôt son volume et celui du protoplasme augmente, en même temps qu'il devient plus sphérique et qu'il semble de moins en moins déprimé contre la membrane propre, FIG. 05-10 et 05-11. Le suc nucléaire se débarrasse de l'abondance de ses granulations. Les blocs chromatiques, bien limités, se placent tout à la périphérie du noyau. Ils semblent alors pousser de nombreux prolongements qui les relient les uns aux autres formant ainsi une sorte de réseau *chromatique* très grossier. En effet, de

ces masses intensément colorées, qui soulèvent même la membrane nucléaire, se détachent des filaments chromatiques de plus en plus complexes et nombreux : le stade leptotène est imminent. A cette époque précise, le volume du noyau est environ le double de celui du spermatocyte nouveau-né, et à peu près égal à celui de la spermatogonie croûtelleuse, avec laquelle on pourrait même le confondre.

Tous les auteurs ont donné des jeunes spermatocytes une description assez semblable à celle qui précède. Van Mollé (27) remarque également les blocs chromatiques intensément colorés et un réseau qui chez l'Écureuil est plus complexe et plus riche que chez le Rat. Il fait remarquer la différence qui existe entre les blocs chromatiques de la spermatogonie et ceux du jeune spermatocyte, où ils sont reliés au réseau par un nombre considérable de filaments.

Schoenfeld (31), Regaud (30) et Duesberg (7) ont observé qu'à cette étape les masses chromatiques se désagrégeaient lentement en fines granulations, celles-ci conduites le long des filaments chromatiques. Nous admettons plus volontiers la diffusion de la matière chromatique amoncelée dans ces chromoplastes dans des directions ordonnées d'avance, et faisant apparaître ainsi des filaments antérieurement achromatiques. Ces phénomènes nous conduisent à la période leptotène.

Article II. *La période leptotène.*

Au stade VII de notre sériation, les jeunes spermatocytes ont atteint l'achèvement de la première étape de leur différenciation.

Accrus encore considérablement, les noyaux ont une forme sphéroïde, le protoplasme est déjà abondant et la cellule entière devient de plus en plus indépendante de la membrane du tube, fig. 06-12.

Des blocs chromatiques si nombreux, il ne reste que deux ou trois masses noires auxquelles sont reliés des filaments distincts apparemment en réseau. En observant attentivement ce dernier, on remarque cependant qu'il est formé d'éléments filamenteux assez indépendants les uns des autres. Cet élément nucléinien est rugueux et irrégulièrement colorable. Sa continuité avec les masses chromatiques est hors de doute.

Souvent cependant les noyaux ne sont pas aussi hyalins et, à un stade déjà plus avancé, les filaments plus réguliers ne sont plus rattachés qu'à des blocs chromatiques fort dégénérés, fig. 08-15, *a*. A l'intérieur de ces

blocs chromatiques, nous pouvons distinguer des tractus chromosomiaux qui s'y sont individualisés. Ces blocs chromatiques sont bien, croyons-nous, des chromoplastes (EISEN, JANSSENS (11)).

Parfois nous avons remarqué à la période avancée de ce stade une masse centrale de confluence de ces filaments, FIG. 07-13, *a*, faisant songer au synapsis des autres mammifères; ce ne sont plus là des blocs chromatiques, car ceux-ci dans les spermatocytes sont tous superficiels; on aperçoit ici une ébauche d'orientation des filaments vers cette masse centrale.

Nous pouvons rapprocher ces divers aspects de ceux que VAN MOLLÉ (27) a représentés dans ses fig. 2 et 4; et, comme dans sa fig. 5, mais moins clairement que lui, nous avons observé des traînées de filaments d'un bloc chromatique à l'autre, FIG. 06-12, 08-15, *a*.

A ces stades le spirème nous fait l'impression de n'être pas continu. Bientôt, stade VIII, les filaments commencent à se placer parallèlement deux à deux, c'est le début du stade amphitène qui achève la période leptotène.

Remarquons que pendant cette période nous pouvons observer fréquemment des empâtements des filaments, mais ceux-ci n'ont pas du tout le caractère net et spécial des noyaux synaptiques de VON WINIWARTER.

REGAUD (30), page 317 et suivantes, a remarqué la pulvérisation des chromoplastes en grains hématéiphiles de forme régulièrement sphérique. Ces grains, d'abord sans ordonnance définie, « augmentent de volume et deviennent de moins en moins individualisables le long du filament chromatique ». Ayant observé des faits analogues dans des préparations colorées de la même manière, nous devons conclure à l'exactitude de cette description. Mais nous nous réservons quant à la fidélité de la méthode, et comptons revenir plus loin sur ce point. Nous croyons à la formation du filament chromatique par un autre procédé. Le chromosome primitivement achromatique et par conséquent non coloré et indistinct a reçu petit à petit la chromatine que lui distribuent les chromoplastes ou les blocs chromatiques. Mais nous ne voulons entrer dans aucune autre considération théorique au sujet de cette hypothèse, nous bornant à indiquer que c'est l'aspect de cette période et de la période précédente qui nous pousse à admettre cette supposition comme la plus vraisemblable.

DUESBERG (7) croit à l'existence d'un réseau chromatique excessivement fin et serré, comme l'indiquent ses figures, mais nous pensons avec REGAUD,

que sa méthode de coloration trop peu élective lui a fait confondre ce réseau avec le filament ou les filaments pelotonnés dans le noyau que même Lenhosseck avait déjà décrits auparavant.

Schoenfeld (31), dans le taureau, décrit également ce stade et le représente : fig. 16, planche II. Sa description correspond à celle que nous avons faite, à condition que l'on considère comme filaments chromatiques ce qu'il déclare être filaments de linine.

Article III. *La période amphitène.*

Tout nous porte à admettre que le stade amphitène décrit par plusieurs auteurs dans d'autres objets se retrouve également dans le Rat. Et cependant les auteurs qui ont choisi le testicule du Rat pour leur étude n'ont jamais mentionné ce phénomène capital pour l'explication du mécanisme réductionnel.

Voici les faits tels que nous les avons observés.

Le stade leptotène à son achèvement montre des filaments chromatiques bien définis. Ces filaments sont fins. Bientôt à un stade plus avancé de notre sériation, c'est-à-dire au stade VIII, correspondant au stade 4 de Regaud, nous voyons ces filaments se placer deux à deux et parcourir parallèlement des trajets d'abord assez courts, puis plus longs, fig. **07-13, 07-14, 08-15, 08-16**; tantôt nous remarquons dans un même noyau des filaments épais d'une part et minces de l'autre, fig. **09-17, 09-18**, tantôt tous les filaments sont déjà placés côte à côte, fig. **07-14**. Il existe ainsi des formes nombreuses et variées de transition entre l'état leptotène et la période amphitène.

Quant à l'orientation de ces filaments, nous n'en avons pas souvent vu de très caractéristique. Cependant, les fig. **09-17, 010-19** nous montrent que la généralité des chromosomes se perdent dans une masse nucléaire, et dans la fig. **010-19**, nous les voyons en grand nombre s'attacher pour ainsi dire deux à deux, par leur extrémité, à une partie de la membrane nucléaire. Nous attachons à ce fait une grande importance, car il tend à démontrer que le spirème n'est pas unique, mais composé d'un certain nombre de tronçons ou de chromosomes. Enfin, nous devons faire remarquer qu'à ce moment tous les chromoplastes ont disparu de la cellule; cependant il subsiste parfois des empâtements réels des filaments chromatiques, fig. **010-20**. La cellule est devenue très indépendante de la membrane du tube. Le noyau

bien sphérique se trouve déjà à une certaine distance de cette membrane, son aspect est celui d'un enchevêtrement difficilement déchiffrable, et ce n'est que par de bonnes fixations et des colorations bien électives que nous avons pu mettre sa structure intime en évidence. Ce stade n'est cependant pas dans notre espèce d'une extrême netteté ; nous avons examiné des préparations de l'écureuil, du taureau, du cheval, où cette étape est absolument caractéristique.

Le volume de ce noyau n'est pas beaucoup accru. La chromatine s'y colore avec intensité, comme c'est le cas chaque fois qu'un travail actif semble modifier l'élément nucléinien.

Cette période de transition à l'état amphitène est fort courte, mais cependant on n'a pas de peine à la retrouver dans les préparations, et elle nous semble moins rare que les figures de cinèse des spermatocytes.

Ce travail zygotène s'est donc accompli à partir du stade VIII de notre sériation. Afin d'en permettre au lecteur l'observation aisée, en voici les caractères : les spermatocytes jeunes forment une couche de une à deux assises de cellules; les plus externes touchent encore la paroi du tube, mais sont déjà plus rares; les plus internes voisinent immédiatement avec des spermatocytes âgés au stade diplotène bien défini, FIG. 016. Ces jeunes spermatocytes sont à l'étape de l'amphitène. Au-dessus d'eux se trouvent des noyaux de spermatocytes I au stade diplotène. A ce stade tous les noyaux de spermatocytes renferment donc des éléments chromosomiaux doubles, obtenus d'une part par accolement longitudinal, d'autre part par fissuration. Au-dessus de la couche des spermatocytes se trouvent des spermatides assez avancées dans leur évolution ; leur tête est allongée et orientée, la manchette est formée. Cette période amphitène se remarque au même stade dans tous les testicules de rat bien fixés.

Aussitôt que le double filament amphitène s'est formé, nous voyons le noyau entrer dans une *longue* phase de repos relatif. En effet pendant la partie de l'onde spermatogénétique qui relie le stade VIII au stade IV du cycle suivant, les noyaux ne subiront plus que de faibles et lentes modifications. Les chromosomes, formant encore toujours des dualités très évidentes, deviennent plus raboteux, le colorant s'y dépose moins régulièrement et entre les deux éléments qui les constituent persiste une zone uniformément mais très faiblement colorable. Cela porte à croire qu'entre les deux chromosomes leptoténiens des soudures s'établissent, FIG. 011-22. Sans orientation très précise, un grand nombre de ces filaments amphi-

tènes suivent cependant un trajet parallèle, FIG. 011-23. Ils semblent moniliformes. Presque toujours les grains colorés d'un filament sont en regard de ceux de l'autre, et dans une même dualité quatre grains peuvent ainsi se rapprocher sur un filament et donner l'impression d'un granule quadrijumeau au sens de SCHOENFELD, FIG. 011-21 à 012-24, quatre granules peuvent former des groupes isolés. Nous avons figuré ces cas et nous concluons donc qu'ils forment des parties de chromosomes amphiténiens. Les filaments deviennent de plus en plus difficiles à individualiser, et au stade IV et V cela devient même impossible.

Pendant ce temps les noyaux ont encore toujours augmenté de volume, mais très faiblement; entre eux et la membrane du tube, les spermatogonies poussiéreuses ont évolué, se sont divisées; d'autre part, les spermatocytes I d'une nouvelle génération sont issus des spermatogonies croûtelleuses. De cette manière les noyaux amphitènes à la fin de leur évolution ont totalement quitté la membrane du tube étant remplacés par des éléments nouveaux. Quelques-uns cependant peuvent encore s'y retrouver côte à côte avec une spermatogonie ou un jeune spermatocyte I. Les spermatocytes de l'ancienne génération évoluent successivement à l'hétérotypie, à l'homœotypie et à la spermatide jeune; les spermatides anciennes deviennent spermatozoïdes adultes qui sont expulsés à la fin du stade IV.

Pour ce qui concerne les idées relatives à cette période exprimées par les auteurs, nous croyons ne pouvoir mieux faire que de renvoyer le lecteur au travail très complet de GRÉGOIRE (14) : « Les cinèses de maturation dans les deux règnes » (2d mémoire). Nous nous bornerons à dire que l'hypothèse de l'accolement longitudinal des chromosomes, indiquée par v. WINIWARTER (34), fut démontrée sur les végétaux par BERGHS (2) et GRÉGOIRE (14), sur les animaux par JANSSENS (16) et SCHREINER (32). Depuis, un grand nombre d'auteurs se sont ralliés à cette théorie, mais beaucoup aussi ont voulu interpréter le stade mystérieux du synapsis de diverses façons :

1° En ce qui concerne l'origine du tassement synaptique, MOORE, SWAEN et MASQUELIN (33), MEVES, SCHOENFELD et bien d'autres l'ont remarqué dans un grand nombre d'objets autres que le Rat; VON EBNER (9, 10), VON LENHOSSECK (22, 23), BROWN, DUESBERG (7), REGAUD (30), ayant étudié le testicule du Rat, ne l'ont pas remarqué. Certains auteurs croient le synapsis naturel et normal; BERGHS (2) en effet dit l'avoir observé sur le vivant dans les végétaux. Beaucoup d'auteurs supposent que le synapsis n'est autre chose que le tassement des chromosomes par l'action coagulante

des fixateurs dans un noyau plus ou moins prédisposé; de cet avis sont JANSSENS (17), BENDA (1), VAN MOLLÉ (27), etc. Récemment DUESBERG (8) a apporté en faveur de cette théorie le meilleur argument : il a déclaré que dans le testicule du Cobaye le synapsis est artificiel; il y existe ou n'existe pas suivant que la préparation que l'on examine est plus ou moins éloignée de la périphérie du morceau attaqué par les fixateurs.

2° Quant aux phénomènes que cache éventuellement ce tassement synaptique, les avis sont très partagés. L'hypothèse de v. WINIWARTER, confirmée souvent (VAN MOLLÉ, JANSSENS, etc.), fut maintes fois combattue. En ce qui concerne le Rat, tous les auteurs la rejettent; notre description seule y est assez conforme. Beaucoup d'auteurs ont cherché dans cette période le mécanisme réductionnel, MOORE (29) en 1885 le supposait déjà, et depuis un grand nombre de travaux et de théories ont paru à ce sujet. Quant aux travaux de REGAUD, de DUESBERG et de SCHOENFELD, nous avons voulu les traiter à part à la fin de ce mémoire. Il nous serait impossible de donner dans ce travail un aperçu intéressant et complet de la littérature de cette question et de plus nous ne saurions la limiter aux seuls travaux qui traitent de la spermatogénèse des mammifères.

Quant à notre opinion personnelle sur la nature des tassements synaptiques, nous ne pouvons conclure que d'après les faits que nous décrivons dans le Rat. Or, nous n'y avons vu aucun synapsis vraiment typique, mais seulement quelques indications, et cela aux stades où le synapsis apparaît dans les autres animaux, c'est-à-dire au stade amphitène; un synapsis apparaissant à un autre stade n'aurait plus la même signification. Il n'y a donc dans le Rat rien de démonstratif à ce sujet. Faut-il conclure par cette absence de synapsis que ce phénomène, nul chez le Rat, est un artifice dans les autres mammifères? Nous répondons évidemment que non, car il faudrait avant tout déterminer dans les autres animaux si le tassement synaptique est artificiel ou naturel. S'il y a moyen par une fixation parfaite d'obtenir des préparations dépourvues de synapsis, celui-ci sera jugé artificiel. N'ayant pas à ce propos des preuves suffisantes, et comptant faire de cette question l'objet d'un prochain mémoire, nous réservons donc notre opinion, et, ne voulant rien affirmer d'absolu, nous nous contenterons de croire que des conditions extérieures doivent sans doute influencer la production du phénomène.

Quant aux phénomènes intimes qui se déroulent dans le noyau au cours de cette période, notre description prouve donc que nous nous tenons

à l'hypothèse de von Winiwarter et que nous avons observé des faits semblables à ceux que Janssens et d'autres ont décrits dans les Batraciens, et Van Mollé (27) dans l'Ecureuil. Nous croyons donc à l'hypothèse de la conjugaison parallèle des chromosomes dans notre espèce.

Article IV. *La période pachytène.*

C'est la période pendant laquelle on trouve dans le noyau des anses chromatiques épaisses formées par la fusion des chromosomes pendant le stade amphitène. Elle occupe le stade V. Cette période est importante, car elle marque une étape intermédiaire d'une utilité mystérieuse. On se demande en effet pour quel motif les chromosomes destinés à se détacher au strepsinéma s'accolent et se confondent ainsi momentanément dans ces anses pachytènes; aussi croyons-nous qu'il se passe là autre chose qu'une simple juxtaposition. Cependant l'observation microscopique ne révèle rien d'autre et nous devons nous contenter de décrire les faits.

Il est difficile de définir le moment exact auquel l'accolement longitudinal ne montre plus de traces de son évolution antérieure, c'est-à-dire le moment auquel les anses pachytènes sont achevées et évidentes, et également celui qui marque le début de la fissuration du strepsinéma. D'autre part, il est certain qu'il existe des anses pachytènes ne montrant qu'un filament épais et simple, fig. **014-27**. Les noyaux pachytènes sont sphériques; ils ont acquis un accroissement assez considérable et leur diamètre moyen atteint facilement 9 μ.

Nous y trouvons, outre les nucléoles dont nous ne nous occupons guère dans ce travail, le filament chromatique très épais et coloré intensément et uniformément, formé de tronçons assez courts et d'une épaisseur égale à plus du double des filaments leptotènes et même amphitènes, fig. **013-25**. D'autre part, les filaments pachytènes sont très courts, ce qui ferait croire qu'ils ont subi une contraction. Mais bientôt, fig. **014-27**, les filaments s'amincissent en même temps qu'il s'allongent, leurs contours deviennent très irréguliers et comme vacuolisés, le chromosome est peu homogène dans sa coloration et souvent deux extrémités de filaments aboutissent dans un nucléole très safranophile. A ce moment le noyau acquiert un brusque développement.

Il semble donc probable que pendant cette période la chromatine a augmenté en quantité; l'épaississement considérable des éléments nu-

cléiniens représentés à la FIG. 013-25 l'indique. De plus, au moment représenté à la FIG. 014-27, les chromosomes, allongés de beaucoup et formant un peloton serré, représentent par leur ensemble une masse de chromatine très grande vis-à-vis de celle que nous trouvons dans les FIG. 011-23 et 012-24, à la fin du stade amphitène.

Le noyau est donc entré ici dans la phase auxocytaire proprement dite, et il se peut qu'elle soit déjà achevée à la fin du stade pachytène, ou bien qu'elle se continue par un épaississement des filaments chromatiques pendant le strepsinéma.

VAN MOLLÉ (27) a décrit les stades pachytènes d'une manière semblable et de plus il a remarqué, au moment où l'amphitène est quasi achevé, un tassement des noyaux. Nous n'avons rien remarqué dans notre objet que nous puissions mettre en rapport avec ce fait.

SCHOENFELD semble n'avoir pas reconnu de stade pachytène net, et dans tous les cas il n'en figure aucun qui mérite vraiment ce nom.

DUESBERG (7) décrit également le stade pachytène et remarque comme nous qu'à un certain moment, le noyau s'accroissant rapidement, les filaments chromatiques s'amincissent.

REGAUD (30) pense que le raccourcissement du filament chromatique au début de cette période est probable, et le fait remarquer au même moment que nous. Il croit ce filament continu et est en cela du même avis que DUESBERG. Nous ne pourrions pas nous prononcer catégoriquement à ce sujet, mais nous avons contre cette affirmation plusieurs arguments.

1. Nous avons remarqué qu'au stade amphitène jeune, souvent un grand nombre de paires de filaments se terminent contre la membrane nucléaire, FIG. 010-19, 011-22. A ce moment il est donc certain que le filament n'est pas continu. Si dans la suite il est unique, une fusion bout à bout de tous les chromosomes dans le genre de celle que MONTGOMERY admet pour deux filaments, aurait dû se produire. Or, cela n'est pas probable et surtout n'a jamais été décrit.

2. REGAUD (30) a pu suivre le filament d'un bout à l'autre; nous avons essayé de le faire et nous n'y sommes pas parvenu. Au contraire, et c'est là notre principal argument, dans les stades pachytènes nous avons pu observer plusieurs terminaisons (7 à 8 parfois) du filament dans le centre du noyau. En présence de nos observations, qui nous semblent si certaines, nous ne pouvons donc pas nous ranger de l'avis de REGAUD et de DUESBERG, qui admettent un spirème continu, accolé à la membrane nucléaire et ne s'étendant pas au centre du noyau resté libre.

ARTICLE V. *Période diplotène.*

Pendant cette période, les noyaux renferment des éléments, au début simples, et qu'une fissuration longitudinale va lentement dédoubler. Ces processus très caractéristiques, dont la première ébauche se montre au stade VI, se terminent avant les cinèses hétérotypiques du stade X. Cette étape est donc longue et, comme les noyaux sont le siège d'une grande activité, les modifications totales seront considérables.

La première ébauche de fissuration se manifeste dans un noyau déjà fort accru, FIG. 015-29. La forme du noyau n'est pas encore très ovoïde, il s'écarte de plus en plus de la membrane propre du tube. Les filaments chromatiques, simples encore à certains endroits, montrent à d'autres places des indices très nets de clivage; les deux moitiés qui en résultent sont irrégulières, de coloration peu homogène. Mais en général les filaments sont moins rugueux que dans le stade précédent. Souvent encore on voit des extrémités de chromosomes déjà clivés se terminer dans un chromoplaste sidérophile, FIG. 015-28.

Notre FIG. 016-30 rend assez bien le début du processus de fissuration. Elle n'entreprend pas tout le chromosome à la fois, mais débute à plusieurs endroits et surtout aux extrémités. Dès que cette fissuration est plus ou moins avancée, les moitiés qui en résultent manifestent une grande tendance à s'écarter les unes des autres, comme nous l'avons figuré FIG. 018-32. Cependant les points non encore fissurés sont très adhérents, FIG. 017-31, et à l'examen le plus attentif il n'est pas permis, dans la plupart des cas, de les interpréter comme un simple entrecroisement. Les filaments sont encore toujours rugueux.

A un stade plus avancé, FIG. 020-34, nous trouvons des figures semblables aux ∞ de MOORE; les filaments diplotènes sont fortement écartés et chaque segment ou entre-nœuds se rapproche d'une circonférence; ceci apparaît assez clairement dans notre FIG. 018-32.

Nos FIG. 022-35 *a*, *b*, *c*, ont été empruntées à la fin du stade IX, au moment où l'hétérotypie est plus proche, et à leur aspect on croirait volontiers que les figures en ∞ se segmentent deux fois comme dit DUESBERG, ou une fois comme le croit REGAUD, pour donner naissance à ces éléments circulaires qui abondent dans nos FIG. 022-35 *a*, 024-38. Mais cela n'est

pas notre avis : 1° nous ferons remarquer que cette segmentation, qui n'a d'ailleurs jamais été prise sur le fait, n'est pas nécessaire. Il se peut en effet que les points d'adhérence séparant les boucles, ou les nœuds séparant les entre-nœuds, se soient défaits, et les nœuds étirés que l'on constate dans les FIG. 022-35, 023-37 en seraient une preuve. 2° Il se pourrait que les figures circulaires proviennent de chromosomes de petite taille; et il arrive que l'on trouve dans le même noyau des figures à deux ou à trois boucles comme le représente notre FIG. 020-34. Notre FIG. 022-35, *a*, ne reproduit d'ailleurs qu'une partie du noyau. En outre, plus tard dans les stades représentés aux FIG. 026-42 et 026-44, nous trouvons encore des aspects strepsinématiques de chromosomes fissurés longitudinalement et sans grand écartement des moitiés. 3° Enfin, nous devons encore rappeler que nous estimons la continuité du filament chromatique infiniment peu probable, malgré les assertions de REGAUD et de DUESBERG, ce qui rend la segmentation un phénomène absolument superfétatoire.

Nous croyons donc que l'évolution diplotène n'aboutit pas seulement à la formation des figures circulaires et autres de ce genre, telles que REGAUD et DUESBERG les disent formées par segmentation du spirème. Ce ne sont d'ailleurs pas ces figures-là qui sont prises comme telles par le fuseau hétérotypique, mais bien celles que nous avons figurées FIG. 026-42 à 026-45. Ce sont là en effet de vraies dyades. Elles ne paraissent pas toujours enroulées en torsades comme dans la FIG. 026-44, et comme VAN MOLLÉ les a vues généralement dans l'Ecureuil, mais souvent elles sont simplement coudées, FIG. 026-43, *b*.

Quant aux figures circulaires, nous les avons non seulement vues, mais également représentées, et nous croyons qu'elles méritent une analyse spéciale. L'interprétation qui ferait donner à ces anneaux la forme d'un filament disposé en circonférence ne nous paraît pas admissible, même en ne considérant que les seules figures où ces aspects sont les plus évidents. En effet, l'on constatera que dans la FIG. 024-38 ces filaments n'ont pas une coloration homogène pouvant faire croire à des filaments continus. Bien souvent ces figures annulaires ne sont qu'une illusion. Il y a là deux chromosomes dont deux extrémités sont tantôt soudées, tantôt libres. La FIG. 023-36 confirme d'ailleurs la probabilité de notre interprétation. Cette illusion est d'autant plus aisée qu'à ce moment la chromatine a acquis subitement une colorabilité des plus intenses. Est-ce parce qu'elle s'est condensée, du fait que les dyades se sont raccourcies en concentrant

la chromatine? Cela n'est pas impossible, et expliquerait également la genèse de ces éléments petits provenant des dyades antérieures, qui étaient longues, mais moins colorables.

En résumé, voici notre opinion au sujet des modifications que subit la chromatine du noyau pendant le stade diplotène :

Les chromosomes pachytènes renferment virtuellement deux chromosomes (et peut-être même quatre filaments si les granules quadrijumeaux observés correspondent réellement à la section transversale du spirème). Ces deux chromosomes s'écartent l'un de l'autre à plusieurs endroits et restent adhérents à d'autres. Souvent certaines de ces adhérences se résolvent dans une certaine mesure et il n'en reste parfois que deux, situées à chaque extrémité de la dyade ainsi formée. Les éléments de la dyade sont tordus fréquemment, FIG. **026-44**. Cette torsion s'explique par des enroulements qui ont persisté des stades antérieurs.

Nous avons observé dans d'excellentes conditions de fixation et de coloration qu'à la période suivante, immédiatement après la dissolution de la membrane du noyau, les filaments présentent parfois des traces de clivage, FIG. **026-46**, et des enchevêtrements qui en résultent. Les filaments rétracteurs du fuseau commencent alors à opérer leur traction, comme semblent l'indiquer certaines formes des FIG. **023-36**, **026-44**, **016-45**.

Nous venons de dire que les points d'adhérence des dyades ne disparaissent que dans une certaine mesure, c'est que nous avons observé que ces points ne sont pas d'une structure simple dans le genre d'une simple soudure. Mais parfois on y remarque comme une trace d'enchevêtrement de filaments. Nos FIG. **020-34**, **022-35**, **023-37**, **026-43** et surtout **026-46** montrent à certains nœuds de semblables aspects. Peut-être faudrait-il rapprocher ce phénomène de celui que Janssens (19) a décrit dans les Batraciens (théorie de la Chiasmatypie, fig. 9, 10, 13, 1 à 7).

§ III. L'hétérotypie.

A l'examen des figures de cinèse hétérotypique, nous avons été frappé surtout par la complexité du mécanisme et la fragilité de ces figures. Aussi ce ne sont que des préparations faites avec le plus grand soin au moyen de testicules fixés aux meilleures méthodes qui ont pu nous fournir des aspects aussi nets que ceux que nous avons figurés. Nous ferons remarquer que les meilleures figures proviennent de préparations de testicules fixés

aux solutions de CARNOY, de HERMANN et de GILSON et colorées à l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN. Le lecteur qui est au courant des ouvrages antérieurs sur la spermatogénèse du Rat sera étonné aussi de la nouveauté du mécanisme que nous décrivons, et nous le renvoyons à la fin de ce travail pour l'étude critique des auteurs. D'autre part, il existe un tel parallélisme entre nos figures et celles que beaucoup d'auteurs ont tirées d'autres animaux, et surtout des Batraciens, que nous ne saurions passer ces travaux sous silence.

Comme conclusion de ces études nombreuses, dont les plus importantes sont celles de FLEMMING (12) sur la Salamandre, MEVES (25, 26), après FLEMMING, également sur la Salamandre, JANSSENS sur le Triton (16), le Batrachoseps (17), JANSSENS et DUMEZ (20), etc., on peut résumer ainsi l'hétérotypie dans la spermatogénèse des Batraciens :

Les chromosomes sont de bonne heure clivés longitudinalement de manière à constituer des dyades. A certains endroits les deux éléments de ces dyades peuvent s'éloigner beaucoup et constituer des figures caractéristiques d'anneaux, de X, Y, filaments enlassés, etc. Peu avant leur mise au fuseau, chacun de ces éléments se clive longitudinalement : groupes quaternes. Aux anaphases se produisent les figures en tonnelets, en anneau, en E, en poignards, d'après leur insertion au fuseau. Nous renvoyons pour ceci au travail de GRÉGOIRE (14) sur les cinèses polliniques des Liliacées. Aux anaphases avancées, on trouve les V doubles qui constituent la caractéristique la plus nette de l'hétérotypie, il se fait ainsi des V doubles à branches égales ou inégales, des V à queues et des V simples. Nous trouvons ces figures dans beaucoup d'auteurs, qui ont étudié des objets plus démonstratifs que le Rat, et dont l'énumération serait longue.

Nous avons trouvé les cinèses hétérotypiques au stade X de notre sériation, correspondant au stade 5 de REGAUD. A ce moment les spermatocytes jeunes forment chacun une couche d'une assise de noyaux, tandis que les spermatocytes de l'ancienne génération, ayant augmenté de volume, occupent plusieurs assises sans avoir augmenté en nombre. Les noyaux ovoïdes à la fin du strepsinéma deviennent sphériques et réguliers, soudainement la membrane nucléaire disparaît, FIG. 023-36, 026-42, les dyades se mettent au fuseau.

Ces dyades présentaient un caractère de rugosité qui subsiste exactement jusqu'à ce moment. En effet dès qu'elles quittent le caryoplasme et que plus aucune limite ne semble les séparer du cytoplasme, leurs contours

d'abord irréguliers, FIG. **026-42**, deviennent nets et lisses, FIG. **026-44**. Elles sont plus ou moins enroulées l'une autour de l'autre et ces torsades sont de longueurs et de complexités très variables. Dans les demi-dyades nous ne remarquons pas de trace de clivage. Ce clivage longitudinal observé auparavant et qui existe déjà peut-être au début du stade pachytène, FIG. **012-24**, n'apparaît plus à ce moment précis. Ce fait a déjà été remarqué; il est en concordance avec les descriptions de beaucoup d'auteurs qui ont étudié ces cinèses dans d'autres objets que le Rat. Si le microscope ne permet pas de découvrir de fissuration, il ne renseigne pas plus sur l'indépendance relative des deux moitiés de ces formations.

Celles-ci se placent en un cercle dont le centre est occupé par le fuseau : nous avons la métaphase et même déjà le début de l'anaphase, FIG. **025-41**. Cette période surtout est d'une analyse difficile et délicate, et demande beaucoup d'attention. La couronne métaphasique, stade correspondant à ce qui est appelé improprement la plaque équatoriale, révèle les aspects les plus divers et les plus complexes. Notre FIG. **025-41** rend grossièrement l'idée d'une couronne équatoriale sans interpréter aucun détail. Il nous eût été impossible de figurer une anaphase hétérotypique en y rendant compte de toutes les diverses formations qu'il est loisible d'observer, car nous n'aurions pu superposer plusieurs plans de dessins délicats et compliqués. Nous avons donc emprunté à diverses figures des éléments caractéristiques et nous les représentons à part. Sauf notre FIG. **026-47**, qui rend deux de ces couronnes, mais incomplètes, nos FIG. **023-36**, **026-47**, **026-48**, reproduisent l'état de diverses dyades isolées à divers moments de l'anaphase.

Il semble que le moment où la traction des filaments fusoriaux commence à s'exercer sur les moitiés des dyades que nous considérons comme des chromosomes est aussi celui auquel ces chromosomes commencent à montrer le clivage évident; les groupements sont donc quaternes. Si l'on compare l'un des éléments de la FIG. **026-44** avec les dyades de la FIG. **026-47** *c* et *d*, on est frappé de la corrélation qu'on y trouve : les chromosomes insérés aux filaments rétracteurs à un point voisin du milieu sont lentement attirés, mais leurs extrémités sont encore enroulées et résistent; on n'observe cependant aucune fissuration, pas plus que dans les FIG. **025-40** et **026-48** ; la FIG. **026-47** *b* marque cependant des traces indubitables de clivage et peut être comparée à la fig. 8. *b*, de JANSSENS et DUMEZ (20).

Quand notre fixation n'était pas suffisante, ou que nous avions employé

une mordançage chromique, nous avons aperçu à ces stades des figures comme REGAUD en a représentées, par exemple nos FIG. 025-39. 025-40. 025-41 Mais avec une bonne fixation et une coloration soigneuse nous avons observé des états bien différents. Une traction plus intense s'exerçant sur des formes du genre, FIG. 026-44 et 026-45, en supposant que des deux adhérences terminales une se relâche et l'autre persiste, que de plus l'insertion est subterminale du côté libre des chromosomes, et que ceux-ci se clivent, nous aurons les aspects représentés aux FIG. 027-47, *d*, 026-48, *c* et *d*. Voici l'explication de ce mécanisme :

Nous prions le lecteur de porter son attention sur les FIG. 026-44, 026-47 et 026-48. Dans la FIG. 026-44, les dyades sont déjà insérées au fuseau ; la traction des filaments fusoriaux les amène vers les pôles dans la FIG. 026-47, sans que pour cela cependant on puisse y observer à ce moment un clivage longitudinal quelconque : FIG. 026-47, *d*. Dans la FIG. 026-48 nous sommes arrivé à une étape anaphasique plus avancée, aussi le clivage longitudinal se manifeste-t-il maintenant avec évidence : FIG. 026-48. *b*, *c*, et surtout *d*, ainsi que FIG. 027-49.

Nous insistons beaucoup sur ces figures de clivage et nous attirons l'attention du lecteur sur nos dessins, qui tous ont été faits avec un grand souci de la réalité. On se rendra compte de la clarté, de la diversité, et de l'évidence de la fissuration anaphasique, qui ne peut, d'après nous, être mise en doute. D'après cela notre schéma hétérotypique se rapproche de celui de FLEMMING. D'après le point d'insertion du filament rétracteur sur les moitiés des dyades et d'après la longueur de celles-ci les aspects varient.

Si l'insertion est terminale nous aurons la FIG. 026-48, *b*. L'attraction des filaments fusoriaux en se faisant sentir de plus en plus fort finit par détacher les moitiés des dyades et à les emporter clivées aux pôles de la cellule. Nous aurons alors des formations en V doubles, FIG. 026-48, *d*, à branches plus ou moins inégales, FIG. 026-47, *c*, 027-50, et aussi des figures en simples filaments doubles dans le cas d'insertion terminale, FIG. 026-48, *a*, *b*. Notre FIG. 027-49 en donne un exemple remarquable.

Aux pôles de la figure hétérotypique les moitiés clivées des dyades forment des groupements de grandeurs très inégales et qui sont donc les V doubles vus par dessous comme dans notre FIG. 027-51, ou quelque peu obliquement, FIG. 028-52. Le clivage des chromosomes est ici indubitable, et ces figures sont à ce point de vue remarquables et démonstratives.

Mais bientôt commence la télophase, les chromosomes commencent à

s'empâter, FIG. 029-53, à se rapprocher. Dans la couronne polaire déjà à moitié enclavée dans une membrane nucléaire, on ne remarque déjà plus que difficilement les traces des chromosomes, FIG. 029-54, et peu après, FIG. 029-55, ils ont presque complètement disparu; la cellule d'EBNER est à ce moment formée.

Nous avons essayé de compter le nombre de dyades que l'on peut observer dans les métaphases et dans les couronnes polaires des hétérotypies et nous avons obtenu d'une manière assez constante le nombre 16. Si, comme tout le prouve d'ailleurs, cette cinèse est réductionnelle, nous devrons admettre que le nombre normal de chromosomes est 32 chez le Rat. VAN MOLLÉ (27) écrit : « Nous avons trouvé dans les premières (cinèses somatiques) des chiffres supérieurs à 24 et dans les secondes (cinèses hétérotypiques) des chiffres se rapprochant de 16. » Or, nous avons remarqué également dans les cinèses spermatogoniales des nombres de chromosomes bien supérieurs à 24. Le Rat et l'Ecureuil seraient donc comparables à ce point de vue.

Ni DUESBERG (7) ni REGAUD (30) n'osent se prononcer sur un chiffre défini de chromosomes, et nous sommes d'accord avec ces auteurs pour admettre que cette numération n'est pas facile *dans le stade immédiatement antérieur à l'hétérotypie*, car c'est à ce stade là que REGAUD a essayé la numération. En effet, le noyau est si considérable qu'il faut des coupes très épaisses et par conséquent peu claires pour y trouver des noyaux entiers. Mais au stade de la couronne équatoriale les chromosomes sont réunis en cercle dans un même plan, cette couronne examinée à plat permet une numération plus facile. C'est d'ailleurs ainsi que nous avons procédé, cependant nous ne sommes pas *absolument* certain du chiffre que nous avançons.

Le lecteur se sera rendu compte de la différence notable qui existe entre la description que nous venons de faire de la période hétérotypique et celles qu'ont données les auteurs qui se sont occupés de la spermatogénèse du Rat, tels surtout les plus récents, DUESBERG et REGAUD. Nous examinerons ces divergences à la fin de ce mémoire.

§ IV. Les spermatocytes du deuxième ordre.

Nous avons dit qu'à la fin de l'hétérotypie le noyau se reconstituait; la chromatine prend alors l'aspect d'un réseau occupant d'abord une calotte

du noyau pendant que quelques filaments, FIG. 029-55, nagent librement dans le reste du suc nucléaire. Les fig. 22 et 23, planche X, de DUESBERG, rendent très fidèlement cet état, nos FIG. 029-54 et 029-55 y correspondent. Bientôt, FIG. 030-56, une sorte de réseau s'est formé. Il est peu colorable, si ce n'est aux points nodaux. Le noyau à ce moment a un diamètre moyen de 7 μ; immédiatement après sa constitution il présentait un diamètre moyen de 5,5 μ environ. Il y a donc eu un accroissement. Cet accroissement est brusque, car la période intercinétique est relativement courte, elle occupe le stade XI de notre sériation, correspondant au stade 6 de REGAUD. Nous avons mesuré la longueur de ce stade sur des préparations de testicules fixés à la solution de CARNOY et nous avons trouvé en moyenne 2,87 mm., mais ce chiffre n'est que relatif, car il faut tenir compte des rétractions que subit le tissu pendant les diverses manipulations de la fixation et de l'enrobage. Signalons comme terme de comparaison la longueur totale de l'onde : 33 mm. d'après les mensurations effectuées par V. EBNER.

Le noyau continuant à s'accroître, les parties chromatiques se confondent de moins en moins avec le réseau, FIG. 030-57 et 031-58, et prennent la forme de filaments que l'on peut déjà plus ou moins individualiser. Le noyau peut atteindre alors un diamètre de 9 μ. La cinèse est proche, de plus en plus les chromosomes se reforment, FIG. 031-59, et, chose curieuse, le noyau semble se rapetisser progressivement au fur et à mesure que la chromatine devient de plus en plus colorable. Parmi les chromosomes, certains prennent déjà des contours assez nets. Du réseau achromatique il ne reste bientôt plus que des traces, FIG. 031-60, et le noyau est occupé par des filaments épais sans orientation définissable. La cinèse est imminente et la fissuration des filaments apparaît avec évidence, FIG. 01-61. Cette fissuration s'était montrée déjà bien antérieurement, voyez FIG. 031-58. On y remarque des formations comparables à des dyades, des chromosomes en anneaux, en croix, ou placés parallèlement. Leurs longueurs sont très diverses.

Le noyau à ce moment ne mesure plus en moyenne que 7,2 μ. Nous observons donc que pendant cette période la colorabilité des chromosomes s'est tenue en raison inverse du volume nucléaire, et que ces deux données ont suivi des courbes inverses.

Contrairement à l'opinion de DUESBERG et conformément à celle de REGAUD, nous avons trouvé un nucléole dans les noyaux de spermatocytes du 2d ordre, et nous l'avons figuré, FIG. 029-55, 031-58, 02-61. Mais nous

ne faisons que signaler ce fait, n'ayant pas porté particulièrement notre attention sur ces éléments au cours de notre étude.

Voici donc en résumé notre opinion au sujet de l'évolution des spermatocytes II :

A la télophase de l'hétérotypie, englobant les 1/2 dyades de la couronne polaire, une sorte de réseau se forme et, comme le montrent nos FIG. **029-54** et **029-55**, les chromosomes deviennent difficiles à individualiser [1]. Un accroissement brusque survenant, le réseau qui relie les chromosomes prend plus d'espace; les chromosomes moins nets existent cependant encore aux mailles de ce réseau, la FIG. **030-57** en montre les aspects peu distincts. Le réseau achromatique disparaît graduellement laissant les filaments plus libres et nettement appairés, FIG. **031-58**, **031-59**, et, la chromatine s'y condensant, ils deviennent bientôt très colorables; ensuite le clivage longitudinal des télophases hétérotypiques redevient très évident, préparant ainsi la mise au fuseau homœotypique. Nous avons la conviction que pendant cette étape les chromosomes n'ont pas perdu un seul instant leur individualité. La formation d'un réseau achromatique dense a peut-être pu voiler momentanément la netteté de leurs formes, mais nous croyons que celles-ci sont permanentes. Nous nous basons sur la description que nous avons faite et sur nos figures, et de plus sur la ressemblance qui existe entre les éléments chromatiques aux prophases homœotypiques (FIG. **01-62**) et les **V** doubles de toutes formes que nous avons remarqués aux couronnes polaires hétérotypiques. Nous disons donc que les chromosomes resortent de cette étape de repos avec les mêmes formes caractéristiques qu'aux télophases hétérotypiques, et avec un volume sensiblement le même (ce qui indiquerait donc que la chromatine est demeurée comme telle entre ces deux phases).

DUESBERG (7), qui a donné de cette étape une série de figures, admet cependant que la chromatine se désagrège complètement le long des travées de linine. Mais nous pourrions lui faire, à propos de ses colorations, la même objection que REGAUD (30), p. 316, note 2 : « La comparaison des figures de DUESBERG avec les miennes démontre que cet auteur a obtenu une coloration intensive de la charpente achromatique par l'hématoxyline ferrique au détriment de l'électivité sur la chromatine. » D'autre part, DUESBERG

---

(1) Au sujet de cette question nous renvoyons à GRÉGOIRE et WYGAERTS : *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques;* La Cellule, t. XXI, 1903.

a aperçu la fissuration des chromosomes avant la dissolution de la membrane nucléaire aux prophases homœotypiques et la figure nettement dans sa fig. 30 et, après la disparition de la membrane, dans les fig. 31 et 32 de la planche X. Mais il ne semble pas qu'il l'ait vue dans les filaments allongés à un stade plus jeune représenté par exemple dans notre FIG. 030-56.

REGAUD (30) décrit les stades intercinétiques d'une manière très briève, et déclare n'avoir pas observé de fente longitudinale dans les chromosomes des spermatocytes II, voisins des prophases homœotypiques.

§ V. L'homœotypie.

Les chromosomes aux prophases homœotypiques présentent donc, comme nous l'avons dit, des figures caractéristiques. Ce sont des filaments entrecroisés ou parallèles, toujours appairés, FIG. 01-62.

Au moment de la mise au fuseau, FIG. 01-63, les filaments de celui-ci s'insèrent à un point variable de ces chromosomes de diverses longueurs. On les voit s'écarter l'un de l'autre, FIG. 01-64, alors que par une extrémité ils ont encore certaines relations. La FIG. 01-64 nous montre que l'anaphase est plus ou moins hâtive pour chacun des chromosomes clivés, et que les longueurs de ceux-ci sont très diverses; l'insertion subterminale du filament fusorial nous donne de nouveau des figures comparables à celles de l'hétérotypie, FIG. 026-48, à cette différence près que les moitiés emportées aux pôles de la cellule ne montrent pas de trace de clivage. La FIG. 01-66 représente une anaphase plus avancée, et à la FIG. 01-65 toutes les moitiés des chromosomes sont réunies en couronnes polaires.

Le noyau se reforme, FIG. 01-67, et lentement les chromosomes semblent suivre un processus de désagrégation.

Le diamètre moyen de 5,5 μ environ devient rapidement inférieur à 4 μ dans les jeunes spermatides, FIG. 01-68.

Nous croyons que nos figures rendent mieux que toute description le mécanisme de cette cinèse. Au fond, c'est le mécanisme de toute cinèse ordinaire, et le même que celui des cinèses spermatogoniales, à cette différence que les cinèses spermatogoniales s'opèrent sur un nombre beaucoup plus grand de chromosomes et ne présentent aucun « air de famille » avec les homœotypies. Dans les cinèses des spermatogonies, il y a donc des chromosomes plus nombreux; ils ne se clivent qu'à la métacinèse, comme le montre notre FIG. 01-3.

D'après Duesberg (7), les chromosomes prennent au moment de la plaque équatoriale une forme sphéroïde : » l'équateur du fuseau est alors occupé par une double rangée de petites sphères superposées.... « Nous n'avons pas vu de semblable disposition, au contraire nous répétons que nous avons été frappé par les différences de longueur des chromosomes.

Regaud (30), qui n'a jamais pu constater de division longitudinale aux prophases, décrit des bâtonnets courts s'étranglant en haltères comme des masses pâteuses; il n'en remarque la division complète qu'à la métaphase, contrairement à Duesberg, qui la décrit dès la prophase. Il est par trop évident que de telles figures ne peuvent résulter que d'une mauvaise conservation des objets.

Quant au nombre de chromosomes à cette période, Duesberg incline à en admettre 12, conformément à Lenhosseck (22, 23). Nous ne pouvons ajouter aucune appréciation rigoureuse à ce sujet, n'ayant pu contrôler sérieusement ces chiffres. Mais d'après quelques numérations que nous avons faites, nous croyons ce chiffre supérieur à 12, et par induction nous admettrions aisément qu'il est de 16 comme dans les hétérotypies.

Ces homœotypies se passent au stade I de notre sériation (stade 6 de Regaud) et occupent aussi peu d'espace que les hétérotypies. Elles sont cependant en nombre double, mais le volume des cellules est de beaucoup inférieur.

Au même stade nous remarquons des spermatogonies aux prophases, aux télophases de la cinèse ou même en pleine division. Entre ces deux espèces de noyaux nous trouvons des stades amphitènes très nets et absolument achevés. Ces noyaux se trouvent donc au milieu de la partie de l'onde qui sépare la spermatogonie poussiéreuse, ou souche, de la spermatide.

CHAPITRE III.

Étude critique des auteurs.

Nous croyons indispensable de revoir encore les théories diverses des autres auteurs, autant pour donner au lecteur une idée de leur manière de voir que pour noter les divergences qui existent entre leur opinion et la nôtre. Nous ne nous occuperons que des plus récents : Schoenfeld, Duesberg et Regaud. Nous passerons sous silence le travail de Van Mollé (27)

sur les auxocytes de l'Ecureuil, nous trouvant en effet généralement d'accord avec lui.

Remarquons encore qu'au point de vue de l'évolution spermatogoniale, nous sommes d'accord avec SCHOENFELD et DUESBERG, à part le nombre de cinèses et certains détails. Nous ne revenons plus sur ce point, estimant, comme nous l'avons déjà dit, que le testicule adulte ne fournira jamais des renseignements suffisants. Nous nous tiendrons surtout au mécanisme réductionnel.

A. L'évolution auxocytaire d'après Schoenfeld.

Voici, d'après cet auteur, les divers stades de l'évolution auxocytaire :

1. Les éléments chromatiques du noyau du spermatocyte croûtelleux se rétractent vers la sphère, c'est le synapsis. Les croûtelles sont reliées à la masse plus centrale par des filaments chargés de granulations. Il se forme ainsi au centre une masse compacte, d'où partent des filaments radiaires (de linine), souvent parallèles ou en Y, donnant l'impression d'une division longitudinale; mais il s'agit au contraire de la *fusion de deux filaments voisins*.

2. Le caillot synaptique se débite en granulations périphériques. La chromatine émigre le long des filaments sous forme de granules qui, épaissis, deviennent ensuite par double division des granules quadrijumeaux; tous les filaments de linine disparaissent.

3. Le noyau renferme un certain nombre de granules quaternes nageant librement, ou accolés à la membrane.

4. Les granulations s'alignent pour former un spirème de telle sorte que celui-ci paraisse fendillé en 4 par double division longitudinale.

5. D'une part la chromatine forme une masse indéchiffrable, d'autre part des anses partent de cette masse et plongent dans la partie hyaline du noyau; les anses ne montrent pas de clivage.

6. La texture du grumeau devient moins serrée, le cordon est régulièrement moniliforme. — Enfin survient le stade de fissuration. Le spirème clivé se coupe en chromosomes qui ont la forme d'anneaux.

L'objet dont SCHOENFELD a traité n'est pas du tout le même que celui que nous avons étudié. Aussi nous ne voulons faire ici autre chose que d'établir des rapprochements entre ses interprétations et notre description, nous réservant d'approfondir cette question dans une prochaine étude; il

va de soi que nous nous réservons pour le moment dans toutes nos appréciations.

Nous tenant à la description que donne SCHOENFELD et que nous venons de résumer dans ses parties principales, et écartant les discussions théoriques dont l'auteur les accompagne, nous ferons cependant les observations suivantes :

1° Quant à la partie de cette évolution qui a trait à la destinée des granules quaternes, nous remarquerons que cette période est, d'après l'auteur, antérieure à celle du synapsis typique, antérieure également à l'existence du spirème. Or, cette période, très obscure dans les tubes séminifères du Rat, peut être très nette dans le taureau. D'ailleurs nous avons remarqué et signalé dans ce mémoire des formations qui sont peut-être comparables à ces granules quadrijumeaux, FIG. **011-21, 012-24.**

2° Remarquons que le mécanisme des filaments de linine que l'auteur a minutieusement décrits et dont il signale un accolement longitudinal ne joue cependant aucun rôle dans la suite : ils disparaissent. Nous signalons simplement ce fait étrange, appelant d'autre part l'attention du lecteur sur les fig. 17 et 21 de SCHOENFELD (31) en lui faisant remarquer les aspects et épaisseurs respectifs des filaments de linine, fig. 17, et des filaments chromatiques, fig. 21. Ils sont en effet quasi semblables. Peut-être SCHOENFELD n'a-t-il pas obtenu de coloration très élective, et nous ne serions pas le premier à mettre en doute la qualité de son matériel : voyez DUESBERG (7), page 23. Nous rappellerons simplement à ce sujet cette phrase de l'auteur à propos de sa technique : » Les parties périphériques des pièces fixées aux liqueurs osmiques ne furent pas utilisées pour l'étude «. Ceci se comprend, l'usage de l'eau oxygénée n'avait pas encore à ce moment rendu possible l'utilisation de ces parties, et forçait ainsi l'auteur à rejeter les meilleurs objets.

Le spermatocyte du type *e* de SCHOENFELD correspond à notre stade amphitène et à partir de ce moment sa description et la nôtre concordent, à part ce point que dans le taureau un synapsis empâte une grande partie des filaments. Nous remarquerons avec VAN MOLLÉ (27) que cet empâtement a peut-être caché à SCHOENFELD l'orientation en bouquet leptotène ou amphitène, et que d'autre part l'existence d'un spirème continu décrit par SCHOENFELD, ainsi que par DUESBERG et REGAUD, peut être avec beaucoup de raisons mise en doute. L'auteur déclare que le synapsis existe aussi chez le Rat, mais peu marqué. Nous avons signalé plus haut des empâte-

ments peu importants, intéressant les noyaux aux stades leptotène et amphitène jeune, et c'est probablement cet état que SCHOENFELD a voulu désigner. Mais nous n'avons jamais pu observer de figures caractéristiques, comparables à la fig. 22 de cet auteur. Ce phénomène est probablement inconstant et le rat constitue ainsi une heureuse exception, car l'absence d'un grumeau gênant permet nécessairement une meilleure observation du contenu nucléaire précisément au stade le plus important du début de l'évolution auxocytaire. D'après plusieurs auteurs : BENDA (1), BOLLES-LEE (3), DUESBERG (8), JANSSENS (16) et VAN MOLLÉ (27), cet état synaptique doit être considéré comme une altération du noyau due aux réactifs [1]. Cette hypothèse mériterait une étude spéciale, nous ne sommes pas assez avancé dans celle-ci, et le présent mémoire ne peut nous permettre une appréciation.

B. Les auxocytes et les cinèses de maturation d'aprés Duesberg.

Pour DUESBERG, les anses pachytènes se sont formées de la manière suivante : A l'issue de la division des spermatogonies les spermatocytes ressemblent aux gonies croûtelleuses. Il s'y forme un réseau de linine, qui doit jouer le rôle capital. Le long des travées émigrent des granulations provenant des croûtelles suspendues dans le réseau et solidaires avec lui. Ainsi le réseau, examiné au début, prend des travées très épaisses, des nœuds se forment aux intersections, et le nombre des travées diminue; celles qui restent, sensiblement parallèles, ont drainé toute la chromatine et représentent un spirème granuleux, irrégulier, ou les grains « *parfois s'alignent en deux séries parallèles* ». Les grains se tassent, perdent leur individualité, le filament continu est formé.

Pendant cette période, que l'auteur appelle période d'accroissement, les chromosomes se sont donc formés aux dépens de la linine et des granules chromatiques d'une manière extrêmement simple. Rien de ce que nous avons décrit des stades leptotène et amphitène ne semble avoir apparu dans sa réalité à l'auteur. D'autre part, nous avons été surpris de ne jamais découvrir ces granulations nettes et sphériques comme DUESBERG les figure, mais bien des formations irrégulières et organisées en filaments.

Nous répétons donc ici que ce que nous apercevons en premier lieu

---

[1] MOORE (29), le premier observateur du synapsis, en avait donné cette même interprétation.

après le chromoplaste comme élément organisé dans le noyau du spermatocyte I, c'est le filament. Auparavant nous avons mentionné des blocs chromatiques, mais jamais ils ne sont régulièrement sphériques. Peut-être y a-t-il bien là un réseau de linine, ou bien l'un ou l'autre précipité caryoplasmatique. Mais la première modification organique aboutit au filament leptotène; à ce moment tout réseau achromatique devient peu important ou même indéfinissable. Il existe donc peut-être un réseau achromatique dans les jeunes spermatocytes, mais certainement nos figures de stades leptotènes correspondent aux fig. 5 et suivantes de Duesberg, et si le réseau de linine existe, il est ou bien antérieur à ce stade et confondu dans les granulations du spermatocyte croûtelleux, ou bien il est contemporain de ce stade leptotène, mais alors il ne revêt nullement l'importance, ni la netteté que Duesberg lui attribue. Dans nos meilleures préparations, nous voulons parler de celles où nous avions obtenu une coloration très élective, nous n'avons pas pu observer ces phénomènes à cette période. Nous nous associons donc à Regaud (30) dans la remarque qu'il fait à propos de l'électivité des colorations de Duesberg et que nous avons citée plus haut (page 316, note 2).

Nous avons cité le passage où Duesberg décrit le filament comme formé de deux séries parallèles de granulations. Ces spermatocytes correspondent au stade amphitène tel que nous l'avons décrit à son achèvement; les fig. 10, 11, 12 et 13 de l'auteur concordent d'ailleurs assez bien avec les nôtres, FIG. **011-21** à **012-24**, et représentent les filaments accouplés.

Ensuite, Duesberg a décrit les noyaux à filament unique et simple. Cette période de non-fissuration, bien que courte, est bien décrite par tous les auteurs. Il était important d'établir que ce stade pachytène sépare les stades amphitène et diplotène d'abord par leurs noyaux, où les chromosomes sont indubitablement simples, et de plus par leur taille et par leur âge déterminé par leur situation dans la sériation histologique. Après ce stade, comme l'indiquent tous les auteurs, le filament se clive longitudinalement et, d'après Duesberg, à la fin de ce strepsinéma, le spirème unique et fissuré se segmente : la première segmentation fournit les figures en ∞ de Moore, la deuxième fournit des anneaux; ceux-ci représentent donc chacun deux filaments accolés à leurs extrémités. Les filaments du fuseau hétérotypique détachent une de leurs adhérences, il en résulte les formations en accent circonflexe observables aux anaphases.

Il n'y a pas, d'après lui, de clivage longitudinal anaphasique. — Nous avons déjà dit pour quels motifs nous admettons difficilement l'unicité du spirème, et les segmentations de celui-ci deviennent par là même et pour d'autres motifs mentionnés plus haut un mécanisme superflu. Mais nous croyons avec Duesberg à l'existence de figures en anneaux, et sans préjuger de la nature des adhérences terminales des chromosomes, nous croyons également qu'elles sont formées de filaments accouplés. Quant au mécanisme que l'auteur invoque pour expliquer les figures anaphasiques, nous pensons que, sauf le clivage anaphasique qui lui a échappé, il est assez voisin de notre interprétation. Observons toutefois que l'auteur n'a donné aucune figure sur laquelle il puisse baser une pareille manière de voir.

C. La période auxocytaire et les cinèses de maturation, d'après Cl. Regaud.

Avant d'entreprendre l'étude critique de la partie du travail où cet auteur a traité ces périodes, nous nous permettrons d'émettre un jugement sur son matériel.

Il nous a semblé que si le procédé chrome-hémalun-safranine a le grand avantage de donner des colorations éminemment électives, il a le désavantage très considérable d'être infidèle. Nous n'avancerions pas cette opinion si nous ne l'avions basée sur des expériences personnelles. Nous avons comparé nos meilleures préparations obtenues par cette méthode à celles que nous produisait l'hématoxyline Heidenhain sans mordançage chromique, et voici nos conclusions :

1. L'hémalun-safranine colore électivement des parties constituantes du noyau que l'hématoxyline ferrique ne différencie pas de la chromatine ordinaire, et qui diffèrent sans doute de composition chimique. C'est un grand avantage.

2. Mais il gonfle considérablement les éléments chromatiques à tous les stades où le travail nucléaire est intense, et où nous croyons la chromatine condensée. Cela se passe : *a)* à la période lepto-amphitène, *b)* à toute période de cinèse. Ce gonflement seul servirait à différencier un stade de travail intense d'un stade de repos.

3. Ce gonflement doit avoir une cause, soit dans la fixation, soit dans le mordançage, soit dans la coloration. Or, les objets fixés au mélange de

Tellyenicsky donnent toujours ce gonflement. Ceux fixés à une autre solution, par exemple la solution de Gilson, et colorés sans mordançage chromique à l'hémalun ne le donnent jamais. Les objets fixés à une solution non chromique, mais soumis à un mordançage chromique, puis colorés à une méthode quelconque, donnent également ces gonflements. Nous en concluons que la fixation et même le mordançage chromique sont ici la cause initiale de tout le mal. Nous sommes convaincu que de plus le bichromate acétique est un médiocre fixateur; nous croyons que sa pénétration est lente et difficile et qu'il n'atteint que tardivement les parties centrales des objets défraîchis par l'attente, c'est-à-dire des tissus anormaux par suite d'un séjour prolongé loin des milieux nutritifs.

1. *Les auxocytes.*

D'après Cl. Regaud, les croûtelles des spermatocytes jeunes s'émiettent en granulations, qui, égales et sphériques au bout d'un certain temps, sont réparties d'abord sans ordonnance définie. Bientôt elles s'ordonnent le long d'un filament achromatique et deviennent de moins en moins individualisables. Le spirème ainsi formé s'accroît en épaisseur; il est unique.

Le lecteur remarquera combien cette description diffère de celle de Duesberg, qui fait jouer au réseau achromatique un rôle bien plus complexe, et de la nôtre, qui fait intervenir déjà ici les phénomènes d'accolement longitudinal. En effet, cette période décrite par Regaud dure du stade 1 II à 5 II de l'auteur et correspond à l'intervalle entre notre stade IV et le stade V du cycle suivant, où, comme nous l'avons dit, les filaments des auxocytes sont nettement doubles, nos figures le prouvent, et les fig. 10 à 13, planche X, de Duesberg, le laissent singulièrement soupçonner. Alors que de cette manière nous tâchons d'expliquer l'épaississement des chromosomes, Regaud écrit simplement : „ le filament chromatique s'accroît en épaisseur "; il vient de déclarer " qu'il serait fastidieux de décrire pour chaque stade les changements lents que subit le peloton chromatique " et il nous semble qu'il omet ainsi la partie la plus complexe, mais aussi la plus importante de l'évolution auxocytaire. Regaud décrit nettement un stade pachytène au stade 7, correspondant à notre stade II, alors que nous pensons qu'à ce stade l'amphitène subsiste encore; ceci explique la confusion de l'auteur et fait comprendre la longue durée qu'il attribue à cette période.

Les changements de chromaticité que Regaud met en évidence sont intéressants, et nous les avons constatés également, même par des colorations à l'hématoxyline ferrique, car celle-ci colore en raison inverse de l'hémalun, ainsi les périodes de grande activité chromatique, stades amphitènes au début, cinèses, faiblement ou nullement colorés par l'hémalun, sont intensément noirs à l'hématoxyline de Heidenhain. Il est évident, dit Regaud, qu'il y a là des changements de composition chimique, à moins qu'il n'y ait condensation de la chromatine et surtout modification des affinités colloïdales. Ces faits ont déjà été signalés par Moore (29), Lukjanow (24), Hermann (15).

Dans la suite de sa description, l'auteur a décrit comme nous le strepsinéma, sauf qu'il admet la continuité du spirème et la section transversale de celui-ci, donnant naissance à un nombre de formations voisin de 16. Si nous avons bien compris l'auteur, cette section transversale se produit en un temps contra Duesberg, qui en admet deux successifs. Et c'est ainsi que se passe la réduction numérique : « L'idée la plus simple qu'on puisse se faire de la réduction numérique des chromosomes est celle-ci : en conséquence de causes encore ignorées, le filament chromatique des auxocytes, au lieu de se segmenter transversalement en n chromosomes (n étant le nombre habituel dans les caryocinèses de l'espèce animale considérée), se segmente en $\frac{n}{2}$ chromosomes. » Après cette segmentation, l'auteur admet comme nous qu'ils s'épaississent : « L'épaississement des chromosomes est tel que le raccourcissement de leurs branches ne me paraît pas suffisant pour l'expliquer ». Nous sommes de cet avis, et les changements de chromaticité nous feraient admettre comme cause une condensation de la chromatine. Cependant Regaud admet à ce moment une augmentation de cette dernière ; nous ne le pensons pas ; nous placerons plutôt cette période d'accroissement aux environs du stade pachytène, comme nous l'avons dit plus haut. L'affinité pour les colorants rend les formations de cette époque d'une interprétation difficile, la fixation et le mordançage chromiques empêchent définitivement d'y distinguer un détail quelconque.

2. *L'hétérotypie.*

C'est ici surtout que le mordançage chromique a rendu à l'auteur de très mauvais services. « Les chromosomes épineux », dit-il, « se rappro-

chent rapidement du centre de la figure en se déformant de multiples façons.... Ils sont en forme de larmes, massues, etc.... « Jamais Regaud n'a observé un détail de clivage anaphasique, bien plus il n'admet même pas le schéma incomplet où Duesberg explique le mécanisme de l'hétérotypie. D'après lui, un simple étirement de la substance molle et ductile qu'est la chromatine amène la division des chromosomes. Nous ferons remarquer cependant que certains dessins de l'auteur indiquent des formations intéressantes, sur lesquelles il n'a pas attiré l'attention, et qui se rapprochent singulièrement de celles que nous avons étudiées. Voir fig. 117, planche XIV. Ce mécanisme, qui n'apparaît que dans les préparations obtenues par la méthode spéciale de Regaud, est difficile à admettre, même par sa simplicité.

A propos de l'influence du mordançage chromique sur ces figures hétérotypiques, nous appelons une dernière fois l'attention du lecteur sur les fig. **025-40**, **025-39**, **025-41**. Déjà la fig. **024-38** présente un aspect peu clair et peu net, elle provient d'un testicule fixé pendant 24 heures à la solution de Flemming. Le mélange de Hermann peut déjà provoquer ces inconvénients, et parfois à des degrés intenses, fig. **025-39**. La fig. **025-41**, provenant d'une préparation fixée à la solution de Gilson et mordancée pendant trois semaines au bichromate de potasse à 3 °/₀, ne montre plus que des aspects déformés. Enfin, nous avons obtenu dans les pièces fixées à la solution de Tellyenicsky des figures telles que la fig. **025-40**, complètement altérées.

CONCLUSIONS.

1. Nous croyons avoir ajouté un argument à l'hypothèse de l'évolution spermatogoniale suivant laquelle, dans le Rat, les spermatogonies poussiéreuses se diviseraient en poussiéreuses de réserve et croûtelleuses, ces dernières donnant par division naissance aux spermatocytes du 1r ordre.

2. Nous avons établi que la formation des chromosomes dans la période auxocytaire du Rat ne se passe pas suivant les schémas de Regaud et de Duesberg, mais qu'il existe un stade amphitène pendant lequel les chromosomes se conjuguent parallèlement.

3. Nous croyons avoir démontré que dans le Rat les divisions de maturation se passent suivant un mécanisme assez comparable à l'hétérotypie et l'homœotypie de Flemming.

Nous nous permettons de remarquer que nous avons observé aux prophases de l'hétérotypie des figures en cercle, en ∞ et d'autres à plus de deux boucles; ce sont ces figures qui, sans segmentation, se mettent au fuseau hétérotypique. Les nœuds de ces boucles revêtent parfois des formes complexes que nous avons attribuées à des enchevêtrements de filaments, conformément à la théorie de la Chiasmatypie de Janssens (19). A l'anaphase, les demi-dyades, que nous considérons comme des chromosomes, se clivent. L'homœotypie s'effectue comme une cinèse somatique, mais sur un nombre réduit de chromosomes. Nous croyons que ce nombre est de 16 dans les cinèses de maturation du Rat.

4. Pendant l'intercinèse les chromosomes sont des demi-dyades qui ne perdent jamais complètement leur individualité.

AUTEURS CITÉS.

1 *Benda, C.* : Ueber die Spermatogen. der Säugetiere und des Menschen; Berliner Klin. Wochenschrift, nº 28, 1886.

2 *Berghs, J.* : La formation des chromos. hétérot. dans la sporogénèse végétale; La Cellule, XXI, 1r et 2d fasc., 1904.

3 *Bolles Lee, A.* : Les cin. spermatogénét. chez *Helix pomatia;* La Cellule, XIII, 1907.

4 *Bonnevie, K.* : Untersuchungen über Keimzellen; Ienaische Zeitschrift, XLI, 1906.

5 *Brown, H. H.* : On the spermatogen. in the Rat; Quart. Journ. of Micr. Science, New Series, vol. XXV, 1885.

6 *Duesberg, J.* : La division des spermatocytes chez le Rat; Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.

7 *Id,* : La spermatogénèse chez le Rat. W. Engelmann, Leipzig, 1908.

8 *Id.* : Note complémentaire sur la spermatogénèse du Rat; Arch. f. Zellforschung, Bd. III, Heft 4, 1909.

9 *von Ebner, V.* : Zur Spermatogenese bei Säugetiere; Arch. f. mikr. Anat., 31, 1888.

10 *Id.* : Ueber die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren; Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. wiss. Klasse, 108, 1899.

11 *Farmer, J. B., et Moore, J. E. S.* : New investigations into the reduction phenomena of animal and plants; Proc. Roy. Soc., LXXII, 1903.

12 *Flemming, W.* : Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.

13 *Grégoire, V.* : Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méïotique (second mémoire); La Cellule, XXVI, 2d fasc., 1910.

14 *Grégoire, V,* : Les cinèses polliniques dans les Liliacées; La Cellule, XVI. 1899.

15 *Hermann, J.* : Beiträge zur Histologie des Hodens; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.

16 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, XIX, 1901.

17 *Id.* : Évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus;* La Cellule, XXII, 1905.

18 *Id.* : Résumé du cours de cytologie, 1910.

19 *Id.* : La théorie de la chiasmatypie; La Cellule, XXV, 2d fasc., 1909.

20 *Janssens et Dumez* : L'élément nucléinien pendant les cin. de mat. des spermatoc. chez *Batrachoseps atten.* et *Pletodon cinereus;* La Cellule, XX, 1903.

21 *Janssens et Willems* : La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans*; La Cellule, XXV, 1908.

22 *von Lenhossek, M.* : Ueber Spermatogen. bei Säugetiere; Vorl. Mitt. Tübingen, 1897.

23 *Id.* : Untersuchungen über Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., 51, 1898.

24 *Lukjanow, S. M.* : Contribution à l'étude de la spermatogén. chez la souris blanche; Arch. de Sc. biolog. de St-Petersbourg, VI, 1898.

25 *Meves, F.* : Ueber die Entwicklung der män. Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa;* Arch. f. mikr. Anat., 48, 1896.

26 *Id.* : Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa;* Arch. f. mikr. Anat., 50, 1897.

27 *Van Mollé, I.* : Les spermatocytes dans l'Écureuil; La Cellule, XXIV, 2d fasc., 1907.

28 *Montgomery, Th.* : The spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfouri* up to the formation of the spermatid; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 14, 1900.

29 *Moore, J.* : On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs; Quart. Journ. of Micr. Sc., 38, 1895.

30 *Regaud, Cl.* : Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogén. chez les mammifères; Arch. d'Anat. micros., t. IV, fasc. I, 1901, t. IV, fasc. II et III, 1901, t XI, fasc. II et III, 1910.

31 *Schoenfeld, H.* : La spermatogénèse chez le Taureau; Arch. de Biologie, XVIII, f. I, 1901.

32 *Schreiner, A., und Schreiner, K. E.* : Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa;* Arch. de Biol., XXI, 1905.

33 *Swaen et Masquelin* : Études sur la spermatogénèse; Arch. de Biol., IV, 1883.

34 *von Winniwarter* : Recherches sur l'ovogén. et l'organogén. de l'ovaire des mammifères (lapin et homme); Arch. de Biol., XVII, 1901.

EXPLICATION DES FIGURES.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire Abbe, *à la hauteur de la table de travail. Le microscope* Winkel *qui nous a servi était muni de l'objectif dist. foc.* 1,40 *mm. et de l'ocul. comp.* 2 *pour les* fig. **01** *à* **030**; *de l'ocul. comp.* 5 *pour les* fig. **018-32**, *a*, *b*, *c*, *d*; *de l'ocul. comp.* 6 *pour les* fig. **01-1** *à* **017-31** *et* **019-33** *à* **031-68**. *Eclairage à la lampe* Beck.

Nous avons adopté un système spécial de numérotage pour nos figures. Les figures à fort grossissement portent comme indication le numéro de la figure à faible grossissement à laquelle elles se rapportent et en outre un numéro d'ordre propre. Ainsi la fig. **02-4** *appartient au stade représenté à la* fig. **02**. *De cette façon le lecteur pourra facilement localiser les figures à fort grossissement au stade exact auquel on les trouve.*

PLANCHE I.

FIG. **01.** Stade I. Coïncidence des cinèses des spermatogonies poussiéreuses avec les homœotypies. Les jeunes spermatocytes sont à l'âge des amphitènes avancés.

01-1. Spermatogonie poussiéreuse en prophase.

01-2. Spermatogonie poussiéreuse au stade de la couronne équatoriale.

01-3. Même couronne équatoriale à un âge un peu plus avancé. Le clivage des éléments chromosomiaux débute.

FIG. **02.** Stade II. Après la télophase, les spermatogonies au repos vont en partie former les spermatogonies croûtelleuses.

02-4. A côté d'un noyau de Sertoli, une spermatogonie croûtelleuse.

FIG. **03.** Stade III. Cinèses des spermatogonies croûtelleuses.

03-5. Spermatogonie croûtelleuse, se préparant à la cinèse.

03-6, *a* et *b*. Spermatogonies croûtelleuses en prophase. Le spirème n'est pas continu.

» *c*. Schéma d'un fragment de couronne équatoriale de cinèse spermatogoniale.

03-7. Une métaphase de spermatogonie croûtelleuse empruntée à la fig. **03.**

03-8. Télophase de la cinèse d'une spermatogonie croûtelleuse.

FIG. **04.** Stade IV. Stade des jeunes spermatocytes croûtelleux. Les spermatocytes de l'ancienne génération se montrent encore à la période amphitène, mais sont très voisins du pachytène qui apparaîtra au stade suivant (stade V).

04-9. Jeune spermatocyte I croûtelleux, encore aplati contre la membrane du tube.

FIG. **05.** Stade IV à V. L'ancienne génération des spermatocytes I touche à la période pachytène.

05-10. Spermatocyte I croûtelleux. Les chromoplastes possèdent des prolongements chromatiques.

05-11. Spermatocyte I croûtelleux. Il n'est plus aplati contre la membrane du tube. Les chromoplastes sont reliés par quelques filaments; première ébauche des filaments leptotènes.

FIG. **06.** Stade VII. Les spermatocytes du premier cycle sont au stade leptotène, ceux du deuxième cycle au stade diplotène jeune.

06-12. Noyau de spermatocyte I leptotène emprunté à la FIG. **06.** Les filaments sont peu nombreux et solidaires avec les chromoplastes.

FIG. **07.** Stade VIII. Les spermatocytes de la dernière génération sont au début du stade amphitène.

07-13. Les chromoplastes ont disparu, seul un empâtement central subsiste. Quelques tendances à l'appariement s'indiquent parmi les chromosomes.

07-14. Les filaments leptotènes s'accouplent parallèlement : début de l'amphitène.

FIG. **08.** Stade VIII. Les spermatocytes diplotènes sont ici plus typiques. Grandes spermatogonies poussiéreuses.

08-15, *a.* Noyau amphitène très jeune, à chromoplastes imparfaitement dévidés.

» *b* et *c.* Fragments de noyaux montrant des filaments chromatiques en conjugaison parallèle évidente.

08-16. Conjugaison parallèle des chromosomes.

FIG. **09.** Stade VIII. Un peu plus avancé qu'aux FIG. **07** et **08.**

09-17. Noyau amphitène.

09-18. Quelques dualités choisies dans un noyau au stade amphitène.

FIG. **010.** Stade VIII. Déjà plus avancé qu'à la FIG. **09.**

010-19. Noyau amphitène. Les filaments en dualités sont orientés et s'attachent par une extrémité à un pôle du noyau.

010-20. Noyau amphitène. Une indication de synapsis : une partie des éléments chromatiques sont tassés vers un pôle; l'ensemble de cette masse est diffus. Au pôle opposé il y a des dualités libres.

FIG. 011. Stade II. Les spermatocytes amphitènes montrent des apparences de granulations quaternes au sens de SCHOENFELD.

011-21. Noyau amphitène, montrant encore des traces de dualités n'ayant aucun rapport avec les diplotènes. Quelques granules semblent groupés par quatre.

011-22. Noyau amphitène. L'aspect de granulations quaternes s'atténue. Le filament encore double montre des endroits plus colorés en des points symétriques.

011-23. Idem.

PLANCHE II.

FIG. 012. Stade IV. Les spermatocytes sont au stade amphitène mûr, plus avancés que dans la FIG. **011**.

012-24. Noyau amphitène, montrant encore des traces évidentes de dualités.

FIG. 013. Stade V. Les spermatocytes I du deuxième cycle sont au stade pachytène net. Ceux du premier cycle évoluent à la période préleptotène en noyaux croûtelleux.

013-25. Spermatocyte I pachytène. Toute trace de dualité a disparu dans les chromosomes épais et irréguliers.

013-26. Fragment de noyau pachytène un peu plus âgé.

FIG. 014. Stade V. Même stade que dans la FIG. **013**, mais plus avancé. Les spermatocytes I du second cycle sont des pachytènes très âgés. Ceux du premier cycle sont des spermatocytes croûtelleux bien nets correspondant aux FIG. **05-10** et **05-11**.

014-27. Noyau pachytène avancé. Les chromosomes sont allongés et amincis; certains confluent vers le nucléole. Le noyau augmente de volume.

FIG. 015. Stade VI. Début du stade diplotène. Les spermatocytes de l'ancienne génération montrent des fissurations évidentes; ceux du premier cycle sont toujours croûtelleux.

015-28. Chromosomes au début de la fissuration strepsitène, solidaires avec un nucléole sidérophile.

015-29. Noyau au début du strepsinéma.

FIG. 016. Stade VIII. Spermatocytes I de l'ancienne génération en strepsinéma. Spermatocytes I de la génération nouvelle au stade amphitène jeune correspondant aux FIG. **07-14**, **08-15**.

016-30. Spermatocyte I en strepsinéma, première évolution vers les dyades.

FIG. 017. Stade VIII. Un peu plus avancé que dans la FIG. **016**.

017-31. Spermatocyte I en strepsinéma ; les chromosomes sont tous fissurés, certains présentent déjà l'aspect caractéristique des dyades.

FIG. **018.** Stade VIII. Correspond à la FIG. **017**.

018-32, *a*, *b*, *c*, *d*. Spermatocytes I au stade diplotène. Le grossissement employé pour les dessiner a été un peu plus faible. Remarquer le grand écartement des filaments produits par la fissuration des chromosomes : figures en ∞ de MOORE

FIG. **019** Stade IX. Les jeunes amphitènes ont évolué : les filaments sont tous accouplés parallèlement. Les spermatocytes de l'ancienne génération sont au stade des dyades.

019-33. Spermatocyte I au stade des dyades. Remarquer les relations de certaines dyades avec des nucléoles.

FIG. **020.** Stade IX. Mais plus avancé que dans la FIG. **019**.

019-34. Spermatocyte diplotène. Figures en ∞ de MOORE.

PLANCHE III.

FIG. **021.** Stade IX. Stade se rapprochant déjà beaucoup des prophases hétérotypiques.

FIG. **022.** Stade IX. Plus avancé que la FIG. **021** et montrant les dyades à éléments très écartés se préparant à la prophase.

022-35, *a*. Spermatocyte à dyades circulaires, dont les éléments sont encore irréguliers de contour et assez peu colorables.

» *b*. Idem. Figures en ∞ de MOORE. Dyade à 3 segments.

» *c*. Dyade à 4 boucles. Le nœud médian prouve qu'il ne s'agit pas d'un simple entrecroisement des filaments.

FIG. **023.** Stade IX à X. Correspond déjà à la prophase hétérotypique Les membranes nucléaires vont se dissoudre. Les spermatocytes contiennent en ce moment des figures pseudo-chromosomiales très caractéristiques représentées dans la FIG. **023-36**, *a* et *b*, qui appartient exactement à ce stade.

023-36, *a*. Spermatocyte I en imminence de cinèse. Remarquer la longueur variable des dyades allongées et régulières. Masse filamentaire pseudo-chromosomiale à un pôle de la cellule

» *b*. Spermatocyte I après la dissolution de la membrane nucléaire. Les dyades montrent les premières déformations dues à la traction des filaments fusoriaux. Quelques-uns montrent des moitiés en voie de clivage. Pseudo-chromosomes à un pôle de la cellule.

023-37. Même stade à peu près que celui de la FIG. **023-36**, *b*, mais un peu plus jeune. Remarquer les traces évidentes de la traction opérée par les filaments fusoriaux. Certaines dyades montrent une structure toute spéciale aux points de contact ou nœuds.

FIG. **024.** Stade IX à X. Stade des hétérotypies. Cependant tous les spermatocytes ne sont pas également avancés.

024-38. Au moment de la dissolution de la membrane nucléaire les filaments s'épaississent en se raccourcissant et deviennent très colorables.

FIG. **035.** Stade X. Stade des hétérotypies. Au même point de l'épithélium séminal se trouvent des spermatocytes I amphitènes très avancés.

025-39. Anaphase hétérotypique. Fixation prolongée à la solution de HERMANN. Les dyades forment des masses peu distinctes.

025-40. Idem. Mordançage chromique pendant 3 semaines après fixation au liquide de TELLYENICSKY. Coloration à l'hémalun-safranine.

025-41. Métaphase hétérotypique altérée par le mordançage chromique.

FIG. **026.** Stade IX à gauche et stade X à droite. Point de rencontre de deux tours de spire dans l'épithélium séminal.

026-42. La membrane nucléaire vient de se dissoudre. La structure des dyades ne montre aucun entrecroisement net aux nœuds.

026-43, *a.* Un des éléments du stade précédent montrant les nœuds de nature complexe.

» *b.* Dyades coudées de grandes dimensions au même âge que dans les FIG. **026-42** et **026-43,** *a.*

026-44. Après la dissolution de la membrane nucléaire les dyades prennent des contours nets. Dimensions variables de ces éléments. Les filaments fusoriaux commencent à agir avec énergie.

026-45. Idem.

026-46. Fragment de figure métaphasique. Les éléments des dyades montrent un clivage évident. Remarquer la structure complexe des nœuds, surtout pour l'élément figuré en bas et à droite.

026-47, *a.* Fragment de couronne équatoriale vue de tranche. Remarquer les chromosomes enlacés d'une part et étirés de l'autre par les filaments fusoriaux.

» *b.* Idem. Les extrémités de chromosomes entraînés à l'anaphase se clivent.

» *c.* Idem. Certains chromosomes sont déjà complètement séparés de leur voisin. Traces de clivage.

» *d.* Idem.

026-48, *a.* Idem.

» *b.* Idem. Remarquer le clivage anaphasique de ces chromosomes.

» *c.* Dyades anaphasiques clivées.

» *d.* Fragment de figure anaphasique prouvant avec évidence, de même que les figures précédentes, le clivage anaphasique des moitiés de dyades entraînées aux pôles de l'hétérotypique. Nous appelons l'attention du lecteur sur ces figures et nous les comparons volontiers d'une part aux processus observés dans les Batraciens, d'autre part à certains éléments représentés par REGAUD (30) à la partie supérieure de la fig. 117, planche XIV.

PLANCHE IV.

FIG. **027.** Stade X ou stade des hétérotypies, au moment précis des anaphases. Cette figure correspond aux FIG. **027-49** et **027-51**.

027-49. Anaphase hétérotypique. Deux dyades retardent sur l'ensemble et montrent un clivage manifeste de leurs moitiés presque complètement séparées.

027-50. Anaphase hétérotypique; clivage anaphasique très net.

027-51. Couronne polaire hétérotypique vue suivant l'axe de la figure. Clivage des demi-dyades.

FIG. **028.** Stade X ou des hétérotypies.

028-52. Couronne polaire hétérotypique, vue obliquement. Les demi-dyades clivées ont des longueurs très diverses.

FIG. **029.** Stade X au moment des télophases hétérotypiques.

029-53. Début de l'empâtement télophasique de l'hétérotypie.

029-54. Couronne télophasique de l'hétérotypie; le noyau se reconstitue.

029-55. Jeunes cellules d'EBNER ou spermatocytes II.

FIG. **030.** Stade XI. Stade des cellules d'EBNER.

030-56. Spermatocyte II dont les chromosomes suspendus dans une sorte de réseau moins chromatique se montrent quelque peu clivés en certains endroits.

030-57. Idem.

FIG. **031.** Stade XI ou stade des cellules d'EBNER.

031-58. Spermatocyte II, montrant toujours des éléments chromatiques clivés et un grand nucléole.

031-59. Spermatocyte II. Les chromosomes s'individualisent avec plus de netteté.

031-60. Spermatocyte II. Les chromosomes sont nets et montrent encore toujours des traces de fissuration. Il n'y a plus de réseau achromatique. L'homœotypie est très proche.

FIG. **01.** Stade I ou des homœotypies (voir p. 339).

01-61, *a*. Chromosome prophasique de l'homœotypie, montrant une indication de clivage.

» *b*. Spermatocyte II à la prophase de l'homœotypie. Tous les éléments chromatiques sont clivés et présentent des formes comparables aux dyades hétérotypiques.

01-62, *a*. Figure croisée assez fréquente des chromosomes homœotypiques après la dissolution de la membrane nucléaire.

» *b*. Chromosomes métaphasiques de l'homœotypie. Il y a une ressemblance entre certains d'entr'eux et les **V** doubles de la télophase homœotypique.

01-63. Métaphase homœotypique.

01-64. Anaphase homœotypique. Les moitiés des chromosomes clivés sont entraînées aux pôles.

01-65. Anaphase homœotypique plus avancée.

01-66. Télophase homœotypique (ou anaphase très avancée). Les chromosomes entraînés aux pôles ne sont pas clivés.

01-67. Jeunes spermatides, immédiatement après la télophase homœotypique. Elles contiennent encore des indications filamenteuses dans leur noyau.

01-68. Très jeune spermatide.

TABLE DES MATIÈRES.

Planche I



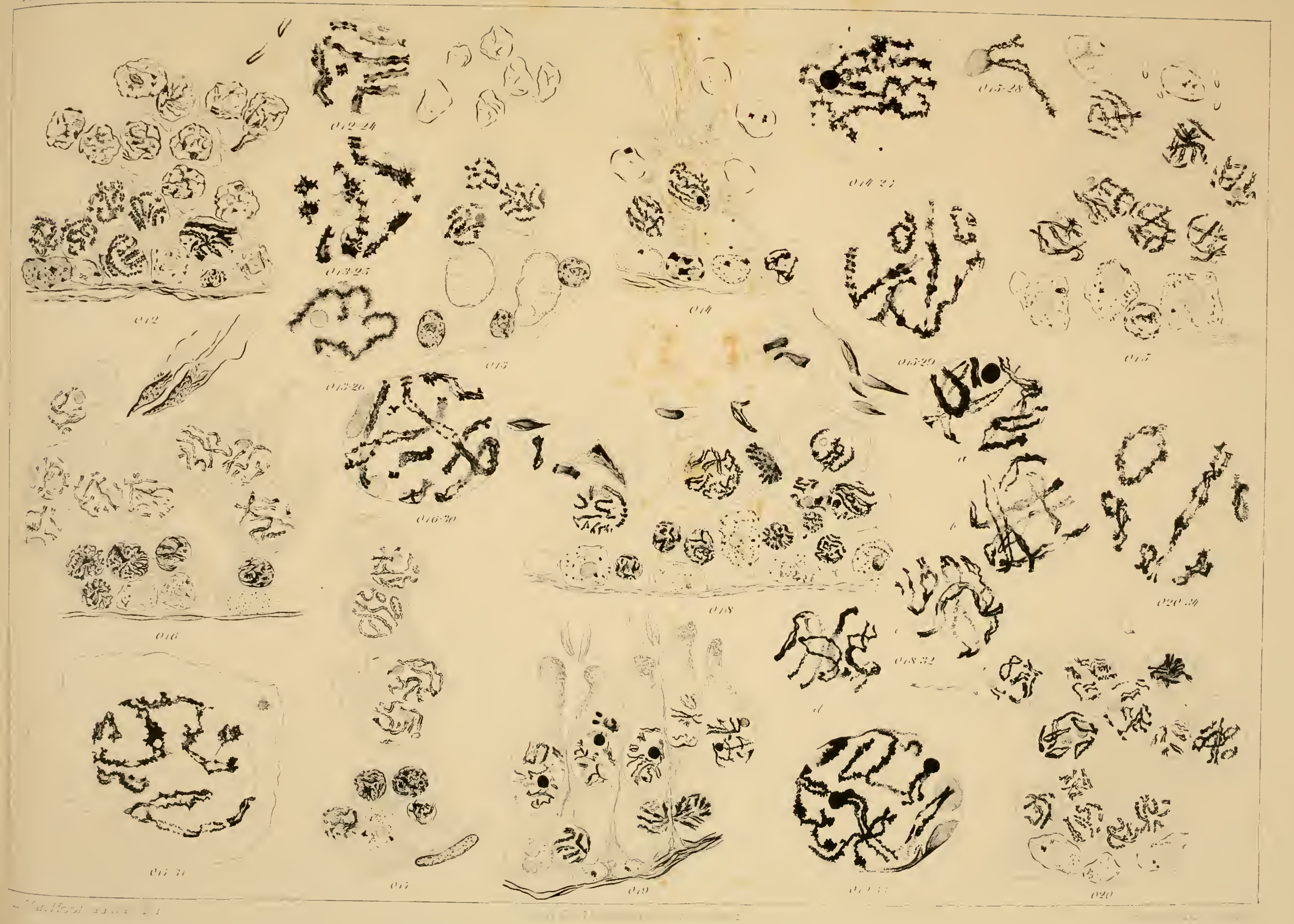


Planche III

021 022 022-35 023 023-37 024 024-38 025 025-39 025-40 025-41 026 026-42 026-43 a 026-43 b 026-44 026-45 026-46 026-47 026-48



Van Hoof ad nat del

Lith De Tollenaere frères Brux

LA SPERMATOGÉNÈSE DANS LES MAMMIFÈRES

II. Le synapsis dans les spermatocytes des Mammifères

PAR

Lucien VAN HOOF,

CANDIDAT EN MÉDECINE

(Mémoire déposé le 9 février 1912.)

LA SPERMATOGÉNÈSE DANS LES MAMMIFÈRES

II. Le synapsis dans les spermatocytes des Mammifères

INTRODUCTION.

Le stade de l'évolution des auxocytes où les filaments chromatiques ont en général une tendance à s'agglutiner et à former un caillot à structure plus ou moins déchiffrable a été depuis longtemps et fréquemment observé par beaucoup d'auteurs. Ce stade a été appelé synapsis et le nom a été bien choisi (συνάπτειν); en effet cette tendance à la contraction va dans certains cas jusqu'à la coagulation complète.

Nous nous proposons dans cette étude de chercher à définir la nature du synapsis. Elle nous permettra peut-être de trancher la question de savoir jusqu'à quel point le tassement synaptique des auxocytes est naturel. Nous examinerons également le mécanisme et la localisation de ce phénomène dans l'évolution auxocytaire.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Nous avons fixé des testicules de rat, chat, taureau, chien, cobaye, écureuil, lapin, souris, etc. Les fixateurs employés étaient les solutions de Carnoy, Flemming, Bouin, Lenhossek, Gilson, Hermann, Tellyenicsky,

Lange, Docters van Leeuwen, le sublimé acétique et les solutions de Regaud pour la recherche des mitochondries. Pour le taureau et pour le chien, nous avons projeté dans le fixateur des morceaux de testicules assez considérables dans le but d'obtenir des fixations périphérique et centrale différentes. Les objets furent toujours extrêmement frais.

Les préparations ont été colorées à l'hématoxyline Heidenhain et surcolorées au rouge Congo ou à la fuchsine S alcoolique. Suivant les conseils de Monsieur le Professeur Janssens, nous avons coloré certaines préparations du Chien dans un *mélange* d'hématoxyline de Heidenhain et d'alun de fer ammoniacal à 2,5 °/o. Les proportions du mélange colloïdal étaient telles qu'il se forme un léger nuage difficile à redissoudre; nous y avons laissé les préparations pendant 4 jours. Après coloration tout nuage avait disparu. Sans différencier dans l'alun de fer, nous les avons surcolorées à la fuchsine S alcoolique ou au rouge Congo. Dans ces conditions la coloration est très élective et il n'y a pas de surcoloration. La réaction se trouve beaucoup accélérée à la température d'une soixantaine de degrés.

Ce travail fut exécuté au laboratoire de cytologie et de biologie de l'Institut Carnoy, sous la direction de Mr le professeur Janssens. Nous accomplissons ici une dette de reconnaissance en rendant hommage à la bienveillance avec laquelle il a mis ses connaissances à notre disposition et nous a guidé dans les difficultés de cette étude.

HISTORIQUE ET DÉFINITION.

Nous ne citerons que les travaux dont le sujet et les résultats se rapprochent le plus du nôtre.

On sait que les premiers observateurs du synapsis furent Moore (1895) dans les Elasmobranches et avant lui van Beneden et Julin (1884) dans l'*Ascaris*, Fürst (1887) dans les Marsupiaux.

Depuis le phénomène fut signalé fréquemment, comme le démontrent soit les dessins soit la description d'une foule d'auteurs. Platner (1889) le décrivit dans les Gastéropodes, tandis que Regaud (1889) et Hermann (1889) ne le découvraient pas chez le Rat et la Souris. Rabl (1893) l'a décrit dans le Chat. Après eux et en dehors des mammifères nous renseignons les travaux de Hertwig (1890) sur les Nématodes, Henking (1892) sur les Insectes, Meves (1897) sur la Salamandre, Bolles Lee (1897) sur l'*Helix*, Auerbach

(1896) sur la *Paludina*, Sabashnikoff (1897) sur l'*Ascaris*, Montgomery (1898) sur le *Pentatoma*, Calkins (1896) sur le Lombric, Haecker (1899) sur divers animaux.

Plus récemment le synapsis fut étudié avec plus de précision et les auteurs recherchèrent la cause de ce phénomène qui leur parut fréquemment peu naturel. Signalons v. Winniwarter (1900) ovaire de Lapin et Homme, Mac Clung (1900 et 1902) *Acrididæ*, Schoenfeld (1900) Taureau, Janssens (1901) Triton, Felizet et Branca (1902) Homme, Singe et autres mammifères, Janssens (1905) *Batracoseps attenuatus*, P. Lerat (1905) *Cyclops strenuus*, Benda (1906) Monotrèmes et Marsupiaux, A. et K. E. Schreiner (1906) *Myxine*, *Spinax*, Van Mollé (1907) Écureuil, Meves (1907) Abeilles, Vejdovsky (1907) *Fridericia hegemon*, Davis (1908) *Acrididæ* et *Locustidæ*, Shaffner (1908) divers objets, Arnold (1909) *Planaria*, Buchner (1909) Orthoptères, Duesberg (1909) Cobaye, Wilson (1909) *Metapodius*, v. Winniwarter et Sainmont (1909) ovogénèse du Chat, Tullio Terni (1911) Hémiptères, Jordan (1911)) *Didelphys virginica*.

Rappelons les mémoires de Miss Sargant (1897), Ishikawa (1897), J. Bergs (1904), Grégoire (1905), Miyake (1905), sur les végétaux.

Regaud (1909) et Duesberg (1908) dans le Rat déclarent n'avoir rien trouvé de strictement assimilable au synapsis typique que signale par exemple v. Winniwarter dans le Lapin. Dans notre précédent mémoire sur la spermatogénèse des mammifères, nous avons signalé au stade leptotène du Rat un certain empâtement des filaments, mais n'ayant pas le caractère typique du synapsis tel qu'on le retrouve dans bien d'autres mammifères (Van Hoof, 1912). Nous en avons représenté de même dans les stades amphitènes, fig. 010-20 de la planche I.

Voici maintenant, comme résultat des études de ces divers auteurs, comment nous croyons pouvoir définir le tassement synaptique des jeunes auxocytes :

Le synapsis consiste dans un tassement des éléments chromatiques à un pôle du noyau. Le coagulum ainsi formé est souvent indéchiffrable, parfois il se montre quelque peu organisé. Dans ce dernier cas il est formé d'un bouquet d'anses leptotènes, amphitènes ou pachytènes, dont les bouts libres sont orientés vers l'idiosome ou vers une zone cytoplasmique, à laquelle on pourrait l'homologuer, et touchent à cet endroit la membrane nucléaire. Du côté opposé on remarque un espace clair, limité par la membrane nucléaire, et où s'étendent souvent quelques extrémités recourbées d'anses.

Avant de passer à l'objet principal de notre étude, disons un mot de la « centrotaxie » de v. Winniwarter et Sainmont (1909). Voici comment se pose la question :

Y a-t-il des rapports d'attraction entre la centrosphère et le caillot synaptique ?

Nous le croyons, et nous apportons comme preuves, outre les figures et la description que nous avons faites dans notre précédent mémoire sur la spermatogénèse du Rat, les observations la plupart du temps beaucoup plus démonstratives des auteurs ayant étudié des objets à cet égard plus clairs et plus positifs. Nous n'en citerons que quelques-uns : Janssens (1901) dans le Triton et (1905) dans le *Batracoseps attenuatus*, Van Mollé (1907) dans l'Écureuil, Schoenfeld (1900) dans le Taureau, von Winniwarter (1900) dans l'ovogénèse du Lapin.

Les divers objets que nous avons eu l'occasion d'observer nous ont toujours pleinement convaincu de cette particularité. La partie densifiée du noyau est toujours tournée du côté où le protoplasme est le plus épais. A cet endroit des filaments cytoplasmatiques et des granulations semblent confluer en plus grande quantité et forment une ombre. C'est là bien souvent que l'on remarquera deux centrioles, petits et colorés avec vigueur. Nous renvoyons à nos fig. 10 à 12.

Quelques auteurs pensent que la masse synaptique n'a pas d'orientation fixe. Nous reviendrons plus loin au travail de Benda (1906), qui observe dans les Marsupiaux et les Monotrèmes que l'action du fixateur provoque à la périphérie des objets un synapsis intense rendant les pièces inutilisables. Cet auteur ajoute que ce synapsis, sans aucun rapport avec les centres, a une orientation déterminée par la pénétration de l'acide acétique. Mac Clung (1900) a fait la même observation.

Quant à l'opinion de Regaud (1909), elle est basée sur l'étude dans les auxocytes du Rat des rapports qui existent entre le spirème et les autres éléments intra-nucléaires. Regaud n'admet « aucune relation topographique entre la sphère et les phénomènes de dissymétrie structurale observables à l'extérieur du noyau ». Il décrit au stade 8_{II} correspondant à la période amphitène que nous avons étudiée chez le même animal, un tassement peu considérable se produisant du côté opposé au corps de Lenhosseck et devant son orientation à la situation de ce dernier. Nous n'avons pas décrit ce phénomène, qui n'entrait pas dans le cadre de notre précédent mémoire. Nous remarquerons donc maintenant que nous avons trouvé ce corps de Lenhos-

SECK d'observation très inconstante, que même nous n'avons jamais pu l'individualiser complètement des filaments chromatiques. La fig. 20 de notre mémoire précédent pourrait être rapprochée des fig. 90 et 92 de REGAUD (1909), bien que les dualités amphitènes, d'après nous indéniables, aient échappé à cet auteur. Nous ne croyons plus devoir revenir sur cette question. Nous réservons donc notre opinion au sujet de l'influence du corps de LENHOSSECK sur le reste du spirème; nous nous bornerons à remarquer que dans le Chien, le Cheval, le Taureau, de pareilles formations font totalement défaut, et qu'il en est ainsi d'un grand nombre d'autres animaux.

Chaque fois que nous avons observé un tassement quelque peu important dans les spermatocytes aux périodes lepto-, amphi- et pachytène, nous avons constaté l'orientation de la masse densifiée vers l'idiosome ou vers une partie du protoplasme que nous croyons pouvoir homologuer à celui-ci. Les caillots synaptiques nous ont donc toujours paru opposer leur calotte convexe aux centrioles ou aux formations qui en sont les précurseurs, au point que cette orientation est quasi un caractère propre au synapsis typique. Aux auteurs qui nieraient cette manière de voir nous pouvons opposer, sans entrer dans des détails relatifs à la structure intime du noyau à cet âge, que les recherches minutieuses d'un bon nombre d'auteurs concordent à ce point de vue avec les nôtres.

Bref, nous ralliant à l'opinion de v. WINNIWARTER et SAINMONT (1909), nous admettons que l'idiosome exerce en général une véritable attraction sur les chromosomes. Admettant que pour une cause quelconque, naturelle ou artificielle, ceux-ci se tassent à un pôle du noyau, c'est vers les centres qu'ils se porteront. Nous croyons donc que la « centrotaxie », en ce qui concerne les rapports entre la sphère et la masse des éléments chromatiques, peut être considérée comme réelle.

§ I. L'influence de la fixation sur le tassement synaptique.

Il semble évident à priori que les agents fixateurs, même les mieux étudiés, ne peuvent nous conserver exactement la structure existant sur le vivant. Cette dernière d'ailleurs s'altère même parfois avant que le fixateur ne puisse agir. Quand il s'agit surtout de tissus animaux baignés par un liquide comme le sang, plus encore quand ce dernier est normalement chaud, les conditions entourant les cellules vivantes sont tellement délicates

que la moindre modification de ces dernières peut modifier profondément la structure.

Les causes de trouble peuvent se ranger sous les trois titres suivants : 1° arrêt dans la circulation et refroidissement de l'organe, 2° violentes influences nerveuses et autres du stade agonique, 3° influences perturbatrices résultant surtout de l'emploi de fixateurs se modifiant dans leur constitution au fur et à mesure qu'ils pénètrent.

Nous éviterons ces causes d'erreur autant que faire se peut par les méthodes actuellement connues en surprenant les cellules par une fixation très vive et très fidèle, le tissu encore contenu dans l'animal vivant.

C'est en partant de ces considérations et après avoir fait des essais préliminaires que nous avons été amené à injecter à la seringue de Pravaz les testicules du Rat bien vivant au moyen de la solution de Carnoy. A l'aide de cette méthode nous avons obtenu d'excellents résultats.

Nous devons tenir compte en tout premier lieu de la perméabilité des tissus vis-à-vis des fixateurs. Il est évident que, comparativement au testicule du chien et du taureau, le testicule du rat est formé d'un écheveau extrêmement lâche, et il se peut que cette structure seule soit le motif pour lequel, toujours rapidement pénétrés, les auxocytes ne montrent jamais de synapsis bien typique. Nous n'oserions cependant pas affirmer ceci d'une façon catégorique.

En précipitant donc des morceaux *assez gros* de testicule de chien (fox croisé) dans le liquide de Carnoy, nous avons pu obtenir des différences notables de fixation entre la périphérie et le centre des objets. Les tissus saisis en premier lieu par le fixateur ont été conservés dans la forme la plus rapprochée de celle qu'ils avaient pendant la vie.

Cette partie fixée périphériquement, très mince, forme une croûte cependant moins perméable et il en résulte que le fixateur ne pénètre que beaucoup plus lentement dans les tissus profonds. Cette observation peut être facilement contrôlée au moyen d'un fixateur colorant, p. e. la solution de Bouin. De gros morceaux d'un tissu dense y étant projetés et maintenus pendant même 24 heures, on trouvera toujours le centre plus pâle, moins imprégné d'acide picrique que la périphérie. De même, l'acide osmique des solutions de Hermann, de Flemming, ne pénètre jamais qu'à une profondeur insignifiante et d'autant plus faible que le tissu contient plus de lipoïdes et de graisses. Nous proposerions dans ce cas de soumettre les animaux au jeûne et de les dégraisser en les faisant vivre de leurs réserves, si

des auteurs n'avaient démontré (Loisel, 1901) une influence néfaste du jeûne sur la structure de l'épithélium séminal.

Le morceau du testicule du Chien, sur lequel porte principalement cette étude, était de plus recouvert d'un côté par la membrane albuginée, comme le montre le PHOT. 1. Sur ce PHOT. 1, nous avons indiqué les divers endroits qui ont été ensuite enregistrés à un grossissement plus fort dans le but de démontrer d'une manière irréfutable l'existence ou l'absence du synapsis au même stade de la spermatogénèse du Chien à des endroits différents de la préparation, tantôt au centre, tantôt sur les bords.

Nous avons choisi pour les photogrammes à fort grossissement le stade où le synapsis du Chien se montre à son maximum. En voici les caractères; de dedans en dehors nous rencontrons :

1° Des spermatozoïdes presque achevés montrant une manchette développée, et s'éloignant des cellules de Sertoli en s'insinuant entre les spermatocytes I.

2° Les spermatocytes I à un stade du strepsinéma qui peut être considéré, quoi qu'il en semble d'après certains photogrammes, comme très voisin de l'hétérotypie [1]. Nous y remarquons parfois de belles dyades.

3° Les spermatocytes I jeunes, au stade amphitène ou de conjugaison parallèle des chromosomes.

4° La couche basale formée de noyaux de Sertoli relativement rares, mais assez régulièrement espacés et de grandes spermatogonies au stade voisin de la cinèse qui donnent naissance aux petites spermatogonies croûtelleuses. Dans notre PHOT. 6, nous avons même pu représenter une cinèse de ce genre.

Ce stade se trouve ainsi clairement délimité et, pour éviter toute erreur, nous l'avons compris entre l'espace très court qui sépare la cinèse des grandes spermatogonies des hétérotypies. Ce point a une grande importance, car on aurait pu objecter à nos photogrammes un défaut de synchronisme : nous pouvons donc affirmer qu'ils représentent tous un seul et même stade de l'évolution séminale du chien.

Le PHOT. 1 à faible grossissement montre clairement les endroits que nous avons choisis pour les photogrammes à fort grossissement. Ce

[1] Le lecteur comprendra que les photogrammes mis au point pour montrer les stades synaptènes n'ont pas indiqué toujours nettement l'identité des dyades strepsitènes. A certains endroits il pourra cependant les voir. Voir PHOT. 5.

PHOT. 1 indique de plus la richesse très grande en tissu conjonctif du testicule du chien, sillonné de septa épais qui font défaut chez le rat. Le PHOT. 3 a été pris au centre de la coupe et de plus à un endroit très voisin d'un de ces septa conjonctifs épais. Il montre un synapsis évident. Nous avons recherché alors jusqu'à quelle limite s'étend la région synaptée dans cette préparation : le PHOT. 2 nous donne un synapsis très net au centre de la coupe. Le PHOT. 4 ne relève plus que quelques traces de synapsis non loin du bord de la préparation. Les PHOT. 5 et 6, pris au bord de la coupe, ne montrent au contraire plus aucun synapsis.

Ceci est le point capital de nos observations et nous nous permettons d'insister sur ce résultat : la fixation forte périphérique sur l'objet très frais a conservé l'aspect de la réalité. La fixation plus lente centrale a attaqué des cellules qui souffraient déjà soit du refroidissement, soit de l'arrivée d'un fixateur, dilué par la lymphe de l'organe ou altéré dans sa composition par des phénomènes osmotiques de précipitation ou de diffusion et que nous n'entreprendrons pas de déterminer, soit de toutes ces causes simultanément.

Nous ne pouvons mieux faire ressortir l'importance de cette courte description qu'en citant à ce propos l'opinion de DUESBERG (1908), p. 87 : „Si dans un matériel bien fixé on n'observe pas de rétraction de la chromatine, cet argument négatif a une beaucoup plus grande valeur que l'argument positif contraire;...“

Or on peut affirmer a priori que plus on entre profondément dans la masse de l'organe, moins les circonstances sont favorables à une bonne fixation. Si donc nous trouvons au centre de cette masse un synapsis typique, coagulum informe ne montrant aucun détail structural, tandis que, à mesure que nous nous approchons de la périphérie, celui-ci fait place à une structure très fine et de moins en moins coagulée, nous pouvons affirmer que cette dernière se rapproche le plus de ce qui existe sur le vivant. DUESBERG est très logique quand il dit que „s'il est impossible de mettre sur le compte des réactifs l'absence du synapsis, nous savons au contraire que les fixateurs, même les meilleurs, peuvent produire le synapsis“. Bref, la valeur des observations cytologiques tient donc en général au procédé de la fixation utilisant une formule appropriée. Même cela ne suffit pas, comme nos photogrammes le montrent; le fixateur ne reste bon que sur une certaine épaisseur; en pénétrant dans la pièce, il se modifie; il faut donc encore choisir dans les préparations les meilleurs endroits saisis en pleine vie par l'effet foudroyant des réactifs.

Un détail sans rapport avec la question du synapsis, mais qui confirmera notre affirmation sur les valeurs respectives des fixations périphériques et centrales dans notre objet, c'est la conservation de la figure achromatique des cinèses. Il est évident que cette figure existe dans les hétérotypies, qui doivent la montrer à n'importe quel endroit de la préparation. Cependant ces figures, d'une netteté remarquable aux bords de la coupe, ne se montrent nulle part au centre que sous la forme de vagues indications. Nous pourrions en dire autant au sujet de bien d'autres détails de structure, les centrioles, les membranes cellulaires, etc.

Il nous reste à examiner à propos de cette question l'opinion de quelques auteurs.

von Winniwarter (1900) et von Winniwarter et Sainmont (1909) font jouer au synapsis un rôle tout à fait en dehors de toute action des fixateurs : le tassement, causé par la « centrotaxie », favorise l'accolement deux à deux des anses leptotènes. Nous opposerons à cela le fait de nos préparations exemptes de synapsis, qui implique la variabilité du phénomène et par conséquent son inutilité. De plus, citons avec Duesberg (1908) le travail de Marcus (Verhand. d. Anat. Gesellsch., Würzburg, 1907) démontrant l'existence d'un synapsis dans le thymus, où certes il ne jouera aucun rôle semblable.

Regaud (1909) déclare que les fixateurs « sinon créent, du moins exagèrent le synapsis ». Il s'appuie sur la différence que présentent les animaux à ce point de vue. Dans le Rat il n'a vu qu'une légère rétraction au pôle opposé au corps de Lenhossek et semble ne pas croire ici à une action fixatrice; seule, dit-il, l'observation du vivant tranchera la question. Nous saisissons l'occasion pour répéter que le Rat et même la Souris semblent quelque peu aberrants à ce point de vue, et nous signalerons donc les principales différences de leurs tissus séminaux d'avec ceux des autres mammifères.

1° Le testicule du Rat est formé d'un écheveau tellement peu serré qu'il est possible de le dévider complètement. De rares cellules conjonctives et quelques cellules interstitielles réunissent les tubes séminifères; il n'y a ni septa, ni septula conjonctifs.

2° Les spermatocytes jeunes sont plus petits, les spermatocytes I vieux strepsitènes sont plus grands que chez tous les autres mammifères. Chez le Rat ils sont les uns vis-à-vis des autres fort disproportionnés.

Il ne serait pas étonnant que ces différences de structure agissent sur l'efficacité de la fixation, et aient un retentissement sur la disposition des éléments nucléaires, après l'action de coagulation causée par le réactif. Notre PHOT. 7 relève dans un tube séminifère de Rat, au stade dont parle REGAUD, cette légère coagulation dans des spermatocytes I, à la période amphitène très voisine du pachytène. En face de la partie nucléaire densifiée, le lecteur remarquera le nucléole appelé corps de LENHOSSECK.

Nous faisons remarquer ici que nous ne sommes pas de loin le premier à signaler la différence de fixation au centre et à la périphérie des objets. Elle fut signalée pour la première fois par JANSSENS (1901) dans le Triton, et nous avons adopté à peu de chose près son interprétation pour notre objet. Cet auteur ajoute que les liqueurs osmiques provoquent le synapsis à un degré moindre. A notre avis, la solution de CARNOY est à ce point de vue la plus favorable. — Nous citerons encore les travaux suivants n'admettant pas que le synapsis soit un phénomène naturel : les mémoires de BOLLES-LEE (1908) sur l'*Helix pomatia*, de MEVES (1897) sur la Salamandre, de VAN MOLLÉ (1907) sur l'Écureuil, de DUESBERG (1908 et 1909) sur le Rat et le Cobaye, de BENDA (1906) sur les Marsupiaux et les Monotrèmes. Signalons enfin l'affirmation récente et catégorique de TULLIO TERNI (1911) : « La fizzazione coi liquidi osmici e sempre migliore alla periferia del pezzo che non della sua parte centrale ». Alors que SCHOENFELDT (1900) ne donne aucune appréciation à ce sujet, MAC CLUNG (1900), MIYAKE (1905), SHAFFNER (1908), DAVIS (1908), etc.... admettent que le fixateur altère les jeunes cytes du 1r ordre.

A propos des observations de BENDA (1906) et de MAC CLUNG (1900), nous devons faire remarquer qu'elles font allusion à un phénomène tout spécial, qui pourrait se définir : une coagulation « in toto » de toutes les parties chromatiques acéto-précipitables des objets. Ici les fixateurs ont agi de façon à ne pas conserver, mais plutôt à détruire la structure de l'élément chromatique. Nous basons cette affirmation sur les faits suivants :

1° BENDA dans les Monotrèmes et les Marsupiaux décrit des synapsis sans aucun rapport avec les centres et orientés souvent tous du même côté dans des cellules voisines. MAC CLUNG précise davantage : le synapsis se produit du côté opposé à celui par où est entré le fixateur.

2° Nous avons reproduit le phénomène et nous pouvons recommencer facilement cette expérience sur nos objets au moyen d'un fixateur spécial : la solution de DOCTERS VAN LEEUWEN, dont nous rappelons ici la formule :

	ac. picrique 1 % dans l'alcool à 95°	100 vol.
	ac. acétique glacial	20 "
	formol commercial	20 "
	chloroforme	20 "

Nos PHOT. 8 et PHOT. 9 donnent une idée assez claire des résultats. Le PHOT. 8 représente un épithélium du rat fixé à la solution de CARNOY à un stade quelque peu plus jeune de celui du PHOT. 7. La fasciculation des spermies n'a pas atteint un degré aussi avancé et n'a pas encore séparé les jeunes spermatides en lobules. Elles apparaissent encore serrées les unes contre les autres et entourées de membranes nettes. Les spermatocytes I amphitènes sont déjà très avancés, ce que le photogramme ne démontre malheureusement pas, et ont des noyaux régulièrement remplis et sans coagulation ni tassement.

Le PHOT. 9, au contraire, pris au même stade, mais dans un objet fixé à la solution de DOCTERS VAN LEEUWEN, présente un aspect tout à fait caractéristique. On y remarquera que tous les noyaux sont vides du côté qui regarde la membrane, et sont occupés par un culot dense au pôle opposé. Or, ici la membrane du tube regarde le côté externe de la préparation. Cette disposition, générale aux bords de la préparation, est fortement atténuée au centre, où la fixation a laissé les tissus presque normaux.

Nous avons dit précédemment et nous pensons avec REGAUD (1909) que seule l'observation du vivant, dans des conditions absolument normales, pourra trancher la question du synapsis. Rappelons ici les expériences faites dans ce but.

Reprenant le procédé de Miss SARGANT (1897), JULES BERGHS (1904) examina les cellules-mères fraiches de l'anthère de l'*Allium fistulosum* déposées sur porte objet dans une goutte de suc exprimée du périanthe, entourée de suc des hampes de l'*Allium*. Il opérait le matin et dans les meilleures conditions de fraîcheur et de célérité. Se basant sur le synapsis encore observé alors et sur l'uniformité du stade auquel il se présente, il conclut qu'il est naturel. Nous ne saurions cependant nous empêcher de remarquer que précisément l'une des précautions prises par l'auteur est le point faible de sa démonstration, c'est-à-dire le choix même du liquide baignant les spores sur le couvre-objet. Le suc du périanthe, composé donc probablement de sève, de suc cellulaire, de protoplasmes exprimés, de produit de sécrétion de glandes, ne représentera certes pas le suc spécial dans lequel baignaient primitivement les spores dans l'anthère.

Vejdovsky (1907) constata également le synapsis dans le *Fridericia hegemon* (Enchytréide) et remarqua, chose curieuse, que : « nicht der Kernfaden allein, sondern nicht selten der ganze Kern mit seiner Membran kontrahiert sich gegen den inneren Pol der Zelle ». Voulant reconnaître si le phénomène est artificiel, il examina sur le vivant le contenu des segments sexuels des *Fridericia* accouplés à l'automne dans la lymphe de l'animal (auspräparierte Körperlymphe) et constata la persistance du synapsis. Encore une fois, c'est dans le procédé que nous entrevoyons le défaut de l'observation. Nous ne pouvons admettre que la constatation du synapsis ait une réelle valeur dans des spermatocytes isolés, baignant dans un liquide qui n'est probablement pas leur milieu naturel, et dont l'auteur ne donne pas la méthode d'obtention.

Nous concluons donc que, tant que les observations du vivant ne seront pas effectuées dans des conditions parfaites, elles ne pourront être considérées comme vraiment valables. La réalisation de ces conditions idéales est certainement très difficile.

Quelques études récentes cependant, parmi lesquelles celles de Lundegård et de J. A. Long (1912), nous font espérer qu'on pourra un jour y arriver.

§ II. L'âge du synapsis. Son mécanisme.

De l'observation de l'épithélium séminal d'un animal donné, il serait hasardeux de déduire des conclusions générales pour tous les autres animaux, et de ce que nous avons observé le synapsis à un stade bien délimité dans le Chien, nous n'oserions pas affirmer qu'il en sera de même pour les autres mammifères. Nous nous sommes contenté cependant de comparer nos observations dans le Chien avec celles que nous avons pu faire dans d'autres mammifères et avec les descriptions des auteurs qui ont traité la question. En vue d'établir avec une certitude absolue l'époque sur laquelle s'étend la tendance synaptique, nous avons examiné et figuré, âge par âge, les jeunes auxocytes depuis leur origine jusqu'au stade du pachytène.

Au point de vue de la sériation histologique que ces figures reproduisent, nous croyons utile de donner au lecteur deux termes de comparaison : la sériation chronologique de Regaud (1901) et celle que nous avons ébauchée dans le Rat (1911). Bien que cela ne rentre pas absolument dans

le cadre de cette étude, nous croyons cependant devoir le faire pour mieux définir l'âge du synapsis et aussi pour appeler l'attention sur des variations qui peuvent se produire d'animal à animal dans la superposition des divers cycles de l'ondé spermatogénétique. En effet, chez le Chien l'époque amphitène fait très rapidement place aux noyaux pachytènes, alors que chez le Rat l'amphitène se prolonge très loin sous une forme très caractéristique, qui ne subit que de lentes modifications. Nous voulons parler de nos fig. 21, 22, 23, pl. I, de notre précédent mémoire.

Dans le chien, au contraire, la fissuration *strepsiténique* commence à une époque difficile à déterminer; nous croyons que notre FIG. 1 pourrait en marquer un premier début. Ce stade équivoque se prolonge jusque bien près des hétérotypies et ne devient évident qu'à la longue. Dans ce cas la période du pachytène aurait une longueur énorme.

De plus, les cinèses des grandes spermatogonies qui sont contemporaines dans le Rat avec les homœotypies apparaissent dans le Chien beaucoup plus tôt, c'est-à-dire avant les hétérotypies, au stade de la fasciculation des spermies.

Voici comparativement d'après REGAUD (1901) et VAN HOOF (1911) l'âge de nos figures, avec toute l'approximation désirable.

Chien.	*Rat* REGAUD (1901).	*Rat* VAN HOOF (1911).
Fig. 1	stade 9 à 11	stade III.
2	stade 1	stade V à VII.
3	stade 1 à 3	stade VI à VII.
4	stade 3 à 4	stade VIII à IX.
5	stade 4 à 5	stade IX à X.
6	stade 6 à 7	stade XI à I.

Lorsque les jeunes spermatocytes viennent de naître, FIG. 1, aux dépens de la cinèse de petites spermatogonies, en dessous de la couche des noyaux pachytènes (ébauche de strepsinéma?), on les trouve assez semblables de forme et de taille à leurs parents, les spermatogonies à blocs chromatiques. Mais cependant elles ont un développement si rapide que déjà, outre les gros grumeaux de chromatine, on remarque dans leur noyau des ébauches de filaments, premier pas vers le leptotène. Ces premiers indices de spirème sont solidaires des blocs chromatiques.

Il est difficile d'admettre ici l'existence d'un réseau nucléaire sidérophile, comme DUESBERG (1908) l'a décrit dans le Rat, observation que nous

avons nous-même controuvée. A ce moment les spermatozoïdes mûrs, séparés de l'épithélium par les amas de corps résiduels, quittent le tube séminifère. Quand il ne reste plus de leurs traces que des filaments convergeant vers les noyaux de SERTOLI, et que les jeunes spermatides évoluent déjà dans leur protoplasme, le stade leptotène s'est déclaré, FIG. 2, et l'on perçoit de réels filaments, parfois orientés par leurs bouts libres vers une partie du protoplasme plus large et plus dense : c'est le bouquet leptotène. Ces noyaux augmentent rapidement de volume jusqu'à s'approcher très fort de celui des strepsitènes voisins déjà beaucoup plus avancés, FIG. 3. A ce moment apparaissent de vraies dualités, c'est le début du stade amphitène; les spermies s'allongent, on y distingue un filament axial. Bientôt après, les manchettes se forment, FIG. 4, et au bas de l'épithélium séminal les gonies poussiéreuses entrent en cinèse. Les noyaux amphitènes sont alors typiques et, choisis au bord de la préparation, montrent des bouquets de dualités indéniables.

La FIG. 5 nous montre ce stade un peu plus avancé; les filaments des anses amphitènes sont un peu moins ténus. Notons que depuis ce moment les centrioles commencent à se montrer avec une certaine netteté.

Jusqu'au stade de la FIG. 3 nous avons eu beau chercher les objets et les endroits les plus mal fixés sans y trouver de synapsis. Au stade représenté à la FIG. 4 au contraire, le synapsis peut débuter. Il semble donc être contemporain de l'apparition de la manchette des spermatozoïdes et de leur fasciculation. Nous avons figuré cet état dans la FIG. 7, très comparable à la FIG. 4. On comparera d'autre part la FIG. 5 à la FIG. 8 représentant le même stade du début de la rétraction des spermatozoïdes, stade auquel le synapsis devient beaucoup plus violent et où les grumeaux sont noirs et beaucoup plus indéchiffrables. Remarquons qu'il est partout très facile de les orienter par rapport à la sphère.

Nous croyons que c'est au stade pachytène, évoluant de pair avec les hétérotypies dans le même tube, que cesse l'état synaptique.

Nous admettons cependant que quelques traces de contraction se propagent encore jusqu'aux homœotypies. Nous avons figuré, FIG. 6, un stade pachytène jeune sans coagulation de chromatine et où les anses ont une orientation et une indépendance presque parfaites. Notre FIG. 9, prise au même stade, donnerait cependant encore un vague soupçon de tassement si l'on ne pouvait s'imaginer que dans les noyaux, coupés ici suivant un plan particulier, les courbes des anses ont été séparées de leurs extrémités libres,

et que l'orientation très accentuée de ceux-ci donne l'apparence d'un tassement.

Bref — de ces quelques figures, que nous donnons comme le complément explicatif de nos photogrammes, le lecteur pourra conclure à l'orientation du caillot synaptique et à sa non-existence dans les objets bien fixés. De plus, nous croyons avoir délimité également avec assez bien de précision l'âge du synapsis chez le Chien.

Comme nos FIG. 1 à 9, faites à un faible grossissement, ne donnent qu'une idée assez vague, et même un peu schématique de ces aspects, nous avons cru utile de dessiner à fort grossissement quelques-uns de ces noyaux aux diverses étapes qu'ils franchissent pendant la période amphitène.

La FIG. 10 marque le premier début de l'accolement longitudinal. Elle correspond à la FIG. 4 ou lui est peut-être un peu antérieure. Dans ce noyau à caractère encore leptotène, on voit cependant les premières dualités se former. Les bouts libres des anses confluent à certains endroits.

Cet état, plus accentué dans la FIG. 11, se généralise. L'amphitène est ici encore très jeune cependant, il n'y a aucun point de soudure bien nette des filaments, mais la disposition parallèle des chromosomes s'est clairement déclarée. Cette figure correspond exactement au stade figuré dans la FIG. 4.

Dans la FIG. 12, les bouts libres des anses, orientés vers un idiosome, se soudent, les parties distales des anses par rapport à la centrosphère montrent un écartement notable entre leurs éléments régulièrement parallèles. Cet écartement se remarquera surtout dans les FIG. 13 et 14, représentant des noyaux plus âgés, correspondant aux stades des FIG. 5 et 8. Dans la FIG. 13, les anses ne montrent pas d'orientation vers une sphère, le noyau ayant été sectionné suivant l'équateur et le dessin ne représentant que la calotte opposée à la centrosphère. Ces chromosomes sont partout fortement écartés. La FIG. 14, noyau voisin de celui de la FIG. 13, montre au contraire l'idiosome, et les bouts d'anses qui y confluent sont déjà intimement soudés.

Cette soudure s'accentue dans la FIG. 15 et entreprend une grande partie des anses. Dans la FIG. 16, elle est complètement terminée. Il suffira que les traces de fissuration disparaissent dans les chromosomes pour que nous ayons des noyaux pachytènes. Ces deux figures correspondent à la FIG. 5.

Nous insistons sur l'aspect que présentent nos figures. Elles représentent toutes des stades amphitènes typiques, beaucoup plus démonstratifs

que ceux que nous avons représentés dans notre précédent mémoire Même les centrioles, petits mais bien colorés, ont pu être représentés avec netteté. Ces figures démontrent, que le synapsis embrouille et obscurcit considérablement les belles images que nous donne le Chien à cette période. En effet, au centre de la préparation, ces aspects disparaissent sous un coagulum plus ou moins épais. La FIG. **17**, qu'on pourrait appeler d'après v. WINNIWARTER (1900) spermatocyte du type *e*, et la FIG. **18** spermatocyte du type *f*, nous montrent des spécimens de noyaux amphitènes synaptés à divers degrés et correspondant aux FIG. **5**, **8**, **13**, **14**, **15** et **16**, car elles ont approximativement le même âge dans la lignée séminale.

Quant à la cause et au mécanisme des tassements synaptiques, nous croyons utile de résumer ici l'opinion de quelques auteurs. De l'avis de la plupart, le synapsis se montre toujours au même stade de l'évolution de la lignée séminale. Nos observations dans divers animaux nous ont convaincu également que le synapsis *typique* ne se rencontre que dans les spermatocytes I à la période amphitène ou directement voisine.

v. WINNIWARTER (1900) dit : » Le grumeau n'est pas une masse homogène, il est formé de filaments distincts... beaucoup de filaments présentent un parallélisme manifeste sur leur trajet, parfois même deux filaments sont accolés sur une partie de leur longueur.... » Nous nous trouvons donc ici au stade amphitène correspondant à celui que nous avons décrit dans le Rat. On trouvera dans nos PHOT. **2** et **3** des noyaux du » type *e* « et du » type *f* « tels que v. WINNIWARTER les a décrits. D'après v. WINNIWARTER le synapsis, naturel, n'a d'autre utilité que de provoquer le rapprochement des filaments deux à deux : » de les amener en contact et de constituer par accolement le gros cordon des noyaux pachytènes «. Ce que nous en avons dit précédemment prouvera assez, croyons-nous, que si dans de bonnes fixations le tassement fait défaut, les noyaux amphitènes n'ont pas besoin de ce rapprochement artificiel pour opérer l'accolement de leurs chromosomes.

SCHOENFELDT (1901) remarque le synapsis orienté vers les centres. Pendant cette étape se passent tous les phénomènes importants de la formation du spirème aux dépens des granulations quaternes. La cause du phénomène serait : » un état particulier du noyau permettant à la chromatine d'obéir à la force d'attraction développée par les corpuscules centraux et pouvant être commune à plusieurs stades successifs ou à deux stades absolument éloignés l'un de l'autre «. Cette dernière affirmation est basée sur le

traité de HÆCKER (1899), qui observe le synapsis dans les spermatogonies et dans les spermatocytes I et II.

Ajoutons que SCHOENFELDT imagina également la cause de la cessation du synapsis : au strepsinéma il prend fin à cause de la cessation des rapports avec le centre et parce que le fendillement exige plus de place pour le spirème.

En résumé, d'après cet auteur, le synapsis n'a donc pas d'âge bien fixe. Il le décrit cependant comme évident et typique au même stade que v. WINNIWARTER et, de même que plus tard v. WINNIWARTER et SAINMONT, il semble attribuer la cause du phénomène à la « centrotaxie ».

JANSSENS (1901) trouve à l'époque du synapsis une grande sensibilité des noyaux amphitènes et des âges voisins. Il se demande s'il ne faut pas attribuer la formation du caillot à une certaine quantité de substance sidérophile diffusée dans l'enchylème nucléaire et qui à la fixation se précipite en masse, entrainant les anses chromatiques. Il entrevoit cette sensibilité spéciale dans un remaniement de la nucléine, qui semble en partie se dissoudre, et dans la transformation intime du filament.

Nous pouvons rapprocher de cette hypothèse le fait que nous avons observé fréquemment : une teinte noire diffuse dans les spermatocytes jeunes de tous les mammifères; dans le Rat nous l'avons même figurée dans les noyaux leptotènes à blocs chromatiques en évolution vers le filament (VAN HOOF, 1911, fig. 15, *a*). Le grumeau synaptique d'ailleurs est souvent plus noir que ne le ferait voir un tassement même intense des chromosomes. Nous admettons donc volontiers qu'il y a à cette époque de la chromatine diffusée dans l'enchylème. Mais nous ne croyons pas pouvoir attribuer à elle seule le rôle d'entraîner dans sa précipitation tout l'ensemble des filaments.

J. BERGHS (1904) trouve très hypothétique cette sensibilité spéciale du cordon chromatique à cette époque. Pourquoi aurait-elle lieu à ce stade-là et non pas aux prophases somatiques?

Voici ce que nous pouvons opposer à cette remarque. Cette période synaptène est, comme les périodes cinétiques, une étape de mouvement. Comme le dit JANSSENS (1901), il doit se passer là une modification intime de la chromatine. Cette modification est-elle morphologique? Nous n'en savons pas plus que ce que le microscope a révélé jusqu'ici, c'est-à-dire principalement le mécanisme de réduction auquel nous adhérons. Mais certainement cette transformation est chimique, car les différences de colo-

rabilité et de sensibilité au mordançage le montrent. On remarquera toujours une singulière intensité de la coloration et une obscurité de structure exceptionnelle, et cela uniquement aux étapes amphitènes et circonvoisines et aux cinèses de maturation. Il ne serait donc pas étonnant que la chromatine se révèle plus sensible à ces endroits. Enfin et surtout nous faisons observer que, pour qui admet l'accolement longitudinal des filaments leptotènes, il y a là un stade qui *fait défaut* dans les prophases somatiques.

Quant aux causes de ce tassement polaire, J. Berghs indique la « centrotaxie » et surtout une « orientation télophasique des dérivés filamenteux des chromosomes », c'est-à-dire le rapprochement et l'accolement deux à deux des filaments conservant la polarité de la télophase précédente. Au point de vue des objets de notre étude nous trouvons cette hypothèse très peu probable, attendu que nos stades amphitènes et leptotènes sont précédés de celui des spermatogonies à gros blocs chromatiques ne montrant absolument aucune orientation télophasique de la cinèse précédente.

P. Lerat (1905), dans un travail sur l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*, observa et dessina de jeunes cytes synaptés, qui seraient typiques si l'auteur avait pu représenter en même temps dans le cytoplasme la sphère ou du moins cette partie filamenteuse densifiée que nous avons déjà mentionnée et que nous croyons devoir assimiler à l'idiosome en raison de sa localisation et de son évolution postérieure. Pour lui le synapsis, amas de filaments chromatiques tassés sans l'intervention de nucléole, sans être une formation absolument naturelle, n'est dû cependant qu'en partie à une action des réactifs. La première raison qu'invoque l'auteur est l'orientation indifférente des grumeaux vis-à-vis de l'axe de l'ovaire, en un mot l'absence d'orientation uniforme de tous les grumeaux dans un même sens, ce qui n'aurait pas manqué de se produire sous l'action d'un fixateur ayant entrepris tous les cytes de la même manière. Remarquons que c'est pour le même motif que nous avons voulu voir dans les phénomènes synaptiques une prédisposition spéciale de la cellule en rapport avec la direction dans laquelle se fait le tassement. Mais nous croyons avoir démontré par notre expérience sur le Chien que ces prédispositions ne suffisent pas à entraîner les caillots. Mais dans un cas de fixation mauvaise, elles pourront les orienter de diverses façons, comme P. Lerat l'a décrit, sans cesser pour cela d'être de simples « artefacts ».

Contre l'influence des réactifs, cet auteur invoque aussi la délimitation nette du phénomène à un stade jamais précédé ni suivi de tassements ty-

piques. Ce fait, que nous avons vu et décrit également, ne nous a pas empêché de conclure cependant au caractère artificiel de ces déformations nucléaires, car nous avons toujours admis que précisément cette époque synaptène, dans le Rat, comme dans le Chien et la plupart de nos objets, recèle un phénomène important, dont la principale manifestation est l'accolement longitudinal des anses leptotènes. Ce stade, que l'on ne rencontre dans aucune prophase ordinaire, peut en raison de son caractère tout spécial revêtir un aspect particulier; la chromatine à ce moment, comme le dit Janssens (1901), subit des modifications intimes, et d'autres motifs encore créent au noyau de cet âge une labilité étonnante. Cette labilité, variable suivant les animaux, comme Duesberg (1908), Regaud (1909), Van Hoof (1911) l'ont prouvé par leurs études du Rat, ne suffit donc pas, vu les précédentes expériences sur le Chien, à créer un synapsis dans un testicule normal d'un animal normal et fixé suivant un procédé parfait.

D'autre part, nous renvoyons volontiers au travail de P. Lerat pour ce qui regarde la suite des modifications morphologiques du cordon chromatique à la période synaptique. Il décrit et dessine comme nous des filaments minces : « synapsis à filaments minces », et des cordons gros : « synapsis à filaments épais », ayant comme stade intermédiaire une époque courte, à évolution brusque, où se font des « appariements » de filaments leptotènes.

Meves (1907) et Duesberg (1908) admettent à cette époque une fragilité toute spéciale du cordon chromatique, mais reconnaissent en outre l'action exclusive des fixateurs sur la formation du synapsis.

Van Mollé (1907) observe la contraction aux mêmes stades que nous et en attribue la cause à l'action coagulante de la fixation sur des anses dont les bouts restent attachés à la membrane nucléaire du côté de la sphère et qui sont entraînées vers ce pôle.

v. Winniwarter et Sainmont (1909) déclarent que, si le synapsis n'est pas également accentué chez tous les animaux, cela dépend des variations de quantité de la chromatine et du volume du noyau. Nous répétons à ce propos que l'on doit tenir compte de ces différences entre les jeunes et vieux spermatocytes I, différences très grandes chez le Rat et la Souris, beaucoup moindres chez les autres mammifères, par exemple le Taureau où l'amphitène et le strepsitène ont approximativement la même taille. Ces différences ont probablement une influence sur l'aspect général du noyau à ces stades, et par conséquent sur la violence du synapsis.

En résumé nous pouvons conclure de ce chapitre que, sauf chez le Rat, la Souris et peut-être quelques autres mammifères, le synapsis se montre à une époque généralement la même, c'est-à-dire au moment de l'accolement longitudinal des chromosomes, ou période amphitène, à un stade de l'épithélium séminal antérieur à celui où les spermatocytes I voisins entrent en hétérotypie.

Quant aux causes de la prédisposition à la contraction, les diverses hypothèses admissibles sont :

1° l'action attractive des centres (v. Winniwarter, Schoenfeldt); 2° la sensibilité spéciale du noyau à cette époque (Janssens, Meves, V. Mollé, Duesberg, Regaud, Schoenfeldt); 3° la substance sidérophile diffusée dans l'enchylème et précipitée par l'acide acétique (Janssens); 4° l'adhésion des bouts des anses à la membrane nucléaire au pôle correspondant à la sphère (V. Mollé).

Faisons remarquer encore que si dans l'introduction de ce mémoire nous avons admis la « centrotaxie », nous ne voulons cependant pas lui attribuer un rôle si absolu dans la formation du synapsis qu'il en puisse être le seul agent. Nous croyons à l'influence des centres sur l'orientation des bouts libres des anses vers un pôle du noyau. Van Mollé, allant plus loin, les admet comme attachés à la membrane nucléaire en ce point. A ce propos, et tout en réservant notre opinion, nous pensons que si la centrotaxie a quelque influence sur le tassement synaptique, c'est *indirectement* par cet effet d'orientation ou même d'adhésion des anses antérieure à la contraction et *indépendante* d'elle.

Opinion personnelle.

Nous croyons donc que, sans tenir compte de l'influence des fixateurs que nous avons démontrée clairement, il y a, certes, des circonstances qui favorisent la contraction synaptique. C'est l'une ou l'autre des hypothèses que nous venons d'exposer, ou peut-être toutes simultanément. La constance du phénomène nous fait apparaître comme probable la sensibilité des chromosomes à cette période. Nous avons admis la « centrotaxie ». Quant à la cause de la fragilité spéciale du noyau, les opinions de Janssens et de Van Mollé nous semblent, sinon certaines, du moins très fondées.

CONCLUSIONS.

Voici donc la principale de nos conclusions :

Le synapsis est un phénomène d'ordre artificiel, provoqué par l'action des fixateurs et les procédés de la fixation.

Les autres conclusions que nous pouvons tirer de ce mémoire ont une importance moindre et sont les suivantes :

1° Le synapsis a une constance toute spéciale qui le fait apparaître, dans les mauvaises fixations, généralement aux mêmes stades de la lignée séminale, c'est-à-dire au stade amphitène et aux stades immédiatement voisins.

2° Dans les fixations qui laissent à désirer, l'orientation du caillot synaptique est causée par l'idiosome, qui est, selon toute probabilité, l'agent de l'orientation des bouquets lepto- et amphitènes.

3° Les chromosomes ont à l'époque synaptène une labilité spéciale, due probablement aux modifications intimes physiques et chimiques que subit la chromatine dans ces noyaux.

BIBLIOGRAPHIE.

1909 *Arnold, G.* : The prophase in the ovogenesis and the spermatogenesis of *Planaria lactea;* Arch. f. Zellforsch., Bd. III.

1896 *Auerbach, L.* : Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara;* Jena. Zeitsch. f. Nat.-w., Bd. 30.

1906 *Benda, C.* : Die Spermiogenese der Monotremen; Semon's Zool. Forsch. in Australien, Fischer, Iena.

1906 *Benda, C.* : Die Spermiogenese der Marsupialer; Ibid.

1904 *Berghs, J.* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale; La Cellule, t. XXI.

1897 *Bolles Lee, A.* : Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia;* La Cellule, t. XIII.

1893 *Brauer, A* : Zur Kenntnis der Samenkörper von *Ascaris megalocephala;* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42.

1909 *Buchner, P.* : Das accessorische Chromosom in Spermatogenese u. Ovogenese der Orthopteren; Arch. f. Zellforsch., Bd. III.

1895 *Calkins, G. N.* : The spermatogenesis of *Lumbricus;* Journ. of Morphology, XI.

1908 *Davis, H. S.* : The spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae;* Bull. Mus. Comp Zool. Harvard, vol. LIII.

1908 *Duesberg, I.* : Les divisions des spermatocytes chez le rat; Arch. f. Zellforsch., Bd. I.

1909 *Id.* : Note complémentaire sur la spermatogenèse du rat; Arch. f. Zellforsch., Bd. III.

1902 *Felizet et Branca* : Journ. de l'Anat. et de la Physiol., vol. 38.

1887 *Fürst, C. M.* : Bidrag til känedomen om sädeskrepparnas struktur och utweckling; Nord. Med. Ark., 30.

1905 *Grégoire, V.* : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes; La Cellule, XXII.

1899 *Häcker, V.* : Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre; Jena.

1892 *Henking, H.* : Untersuch. über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51.

1890 *Hertwig, O.* : Vergleich. der Ei- und Samenbildung bei Nematoden; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

1889 *Hermann, F.* : Beiträge zur Histologie des Hodens; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.

1897 *Ishikawa, C.* : Die Entwicklung der Pollenkörper von *Allium fistulosum;* Journ. Coll. Sc. Imp. Un., Tokyo, Vol. X.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, t. XIX.

1905 *Id* : Évolution des auxocytes mâles du *Batracoseps attenuatus;* La Cellule, t. XXII.

1911 *Jordan, H. E.* : The spermatogenesis of the Opossum (*Didelphys virginica*), etc.; Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, H. 1.

1898 *v. Lenhossek, M.* : Untersuchungen über Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., 51.

1905 *Lerat, P.* : Les phénomènes de la maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus;* La Cellule, t. XXII, fasc. 1.

1901 *Loisel, G.* . Influence du jeûne sur la spermatogénèse; C. R. Soc. Biol., p. 836.

1912 *Long, J. A.* : The living Eggs of Rat and Mice with a description of apparatus for obtaining and observing them (preliminary paper); University of California publications in Zoology, February 23.

1900 *Mac Clung, C. E.* : The spermatocyte divisions of the *Acrididae*; Kansas Univ. Quart., 9.

1902 *Id.* : Ibid., vol. I, n° II.

1897 *Meves, Fr.* : Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.

1907 *Id* : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.

1905 *Miyake, K.* : Ueber Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen; Jahrb. w. Bot., Bd. LXIII, Nr. 83.

1898 *Montgomery, I.* : The Spermatogenesis in Pentatoma up to the formation of the Spermatid; Zool. Jahrb., Bd XII.

1893 *Moore, I. E. S.* : Mammalian Spermatogenesis; Anat. Anz., 8.
1895 *Id.* : On the structural changes in the reproductive cells during the sper. of the Elasmobranchs; Quarterly Journ. of micr. Sc., 38.
1889 *Platner, G.* : Ueber die Entstehung des Nebenkernes und seine Beziehungen zur Kernteilung; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26.
1888 *Prenant, A.* : Observat. cytolog. sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés; La Cellule, t. IV.
1893 *Rabl, H.* : Die erste Wachstumerscheinungen in den Eiern von Säugetieren; S. B. Akad. Wiss. Math. Nat., Bd. 106, Abt. III.
1889 *Regaud, Cl.* : Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogonie chez les Mammifères; Bibl. Anat., Nancy, 1899.
1901 *Id.* : Études sur la structure des tubes séminif. etc.; Arch. d'Anat. micr., t. IV, fasc. I.
1909 *Id.* : Étude sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse des Mammifères; Arch. d'Anat. micros., t. XI, fasc. II, III.
1897 *Sabashnikoff, M.* : Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von *Ascaris*; Bull. Soc. Nat. de Moscou, 1897.
1897 *Sargant, E.* : The formation of sexual nuclei in *Lilium martagon*; Annals of Botany, vol. II.
1908 *Schreiner, A. u. K. E.* : Zur Spermienbildung der Myxinoïden; Arch. f. Zellforsch., Bd. I.
1907 *Shaffner, J. H.* : Synapsis and Synizesis; Naturalist, Ohio, U. S. A., VII.
1900 *Schoenfeldt, H.* : La spermatogénèse chez le taureau; Arch. de Biologie, t. XVIII.
1911 *Tullio Terni* : La spermatogenesi del *Geotriton fuscus*; Arch. di Anat. e di Embriol., vol. X, fasc. I.
1884 *van Beneden, E.*, et *Julin, Ch.* : La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale; Bull. de l'Acad. R. de Belg.
1912 *Van Hoof, L.* : La spermatogénèse dans les Mammifères. I. L'évolution de l'élément chromatique dans la spermatogénèse du rat; La Cellule, t. XXVII.
1907 *Van Mollé, J.* : La spermatogénèse dans l'Écureuil; La Cellule, t. XXIII.
1907 *Vejdovsky* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Königl. Böhm. Gesell. d. Wiss. in Prag.

1909 *Wilson, E. B.* : The chromosomes of *Metapodius*. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. Studies on chromosomes; Journ. exp. Zool., vol. VI.

1900 *v. Winniwarter, H.* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères; Arch. de Biol., XVII.

1909 *v. Winniwarter et Sainmont* : Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères; Archives de Biol., t. XXIV, fasc. II

EXPLICATION DES PHOTOGRAMMES.

Les PHOT. **2**, **3**, **4**, **5**, **6** *ont été choisis dans la préparation représentée par le* PHOT. **1**. *Pour celui-ci nous avons utilisé l'objectif microphotographique de distance focale de 25 mm. de* WINKEL, *sans oculaire.*

Les PHOT. **2**, **3**, **4** *ont été obtenus au moyen de l'objectif 1 15 semi-apochrom. et de l'ocul. 4 comp. de* KORISTKA, *montés sur un microscope* KORISTKA *muni d'un condensateur d'ouverture 1.20; les* PHOT. **5** *et* **6**, *à l'aide des mêmes instruments, montés sur l'appareil microphotographique de* ZEISS.

Le PHOT. **7** *a été choisi dans une préparation du rat qui nous a servi pour notre mémoire antérieur, et a été obtenu par le même procédé que les* PHOT. **2**, **3** *et* **4**. *Il en est de même pour les* PHOT. **8** *et* **9**, *sauf que nous avons employé ici l'appareil de Füss et l'ocul. 6 compens.*

PHOT. **1**, à faible grossissement, représente la coupe du testicule de chien, fixé à la solution de CARNOY, coloration à l'hématoxyline HEIDENHAIN avec mordançage combiné à l'alun de fer, surcoloration à la fuchsine S alcoolique.

Nous avons indiqué ici les endroits qui ont été choisis ultérieurement pour les photographies à fort grossissement et pour les figures. Nous faisons remarquer l'aspect général de la préparation, l'albuginée et les septa conjonctifs très épais.

PHOT. **2** pris loin des bords de la préparation. Il montre des auxocytes vivement synaptés, des types « *e* » et « *f* » de VON WINNIWARTER (1900), des spermatocytes I vieux au stade du strepniséma avancé et des spermatozoïdes à manchette.

PHOT. **3**. Idem. Le synapsis des auxocytes revêt ici le caractère absolument typique. Le stade est le même que celui représenté par le PHOT. **2**, mais les spermatozoïdes sont vus ici de profil.

PHOT. **4** pris non loin des bords de la préparation. Il montre encore quelques vagues traces de contraction synaptique, mais plus du tout l'aspect caractéristique du PHOT. **2**, qui peut lui être comparé au point de vue de l'âge de l'épithélium séminal.

PHOT. **5** et PHOT. **6** pris au bord de la préparation. Faisons remarquer l'absence absolue de synapsis dans les jeunes spermatocytes dont les noyaux sont complètement occupés par les chromosomes libres et entrecroisés en tous sens.

PHOT. **7**. Epithélium séminal du Rat. Fixation à la solution de CARNOY, coloration à la méthode HEIDENHAIN par l'hématoxyline ferrique. Stade 8 de REGAUD montrant des auxocytes jeunes en légère contraction, en face d'un espace clair occupé par un nucléole (corps de LENHOSSEK). Les spermies tendent nettement vers les cellules de SERTOLI.

PHOT. **8**. Epithélium séminal du Rat, même fixation et même coloration. Stade un peu antérieur : début de l'introduction des spermies vers les cellules de SERTOLI. Aucun indice de synapsis.

PHOT. **9**. Epithélium séminal du Rat, fixation à la méthode de DOCTERS VAN LEEUWEN, coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN et à la fuchsine S alcoolique. Stade identique à celui du PHOT. **8**. Contraction intense, coagulation générale de la chromatine atteignant même les spermatides jeunes et orientant tous les grumeaux de la même manière. La structure du tissu est à peine reconnaissable. Seules les spermies sont restées plus ou moins intactes.

EXPLICATION DES FIGURES.

Ces figures ont été dessinées au moyen de la chambre claire de Abbe-Apathy, *montée sur un microscope* Koristka *muni d'un objectif 1/15 semi-apochromat. et de l'ocul. comp. 4 pour les* fig. **1** *à* **9** *inclus., et l'ocul. comp. 12 pour les* fig. **10** *à* **18**.

A la hauteur de la platine du microscope.

Les endroits de la préparation où furent choisies les fig. **1** *à* **9** *sont indiqués sur le* phot. **1**.

FIG. **1**. Stade de la rétraction des spermies et des cinèses des petites spermatogonies. En dessous des spermatozoïdes mûrs, nous trouvons des corps résiduels, des spermatides très jeunes, des noyaux strepsitènes et enfin des spermatogonies croûtelleuses en mitose et leurs jeunes dérivés qui vont évoluer vers le leptotène. Il n'y a aucune contraction synaptique bien que l'endroit soit déjà fort central.

FIG. **2**. Très jeunes leptotènes voisinant avec des spermatides peu différenciées et des strepsitènes peu nets; aucun synapsis.

FIG. **3**. Fin du stade leptotène, début des dualités. Les spermatides commencent à se différencier; filament axial. Il n'y a aucun synapsis, bien que l'endroit soit assez loin des bords.

FIG. **4**. Stade des cinèses des grandes spermatogonies, correspondant au phot. **6**, formation de jeunes spermatozoïdes à manchette. Les amphitènes sont nets et nullement synaptés. Comme dans les leptotènes précédents, l'orientation se montre fréquemment parfaite. L'endroit a été choisi à l'extrême bord de la préparation.

FIG. **5**. Les auxocytes jeunes sont à la période amphitène franche non synaptée, leur disposition est typique. Le strepsinéma est net. Les spermies se mettent en faisceaux. Nous nous trouvons ici tout près des hétérotypies. L'endroit a été choisi au bord de la préparation.

FIG. **6**. Stade pachytène nettement orienté. Aucun synapsis n'est décelable. Les spermatozoïdes jeunes s'introduisent entre les cellules d'Ebner. Cette figure a été prise assez loin des bords, tout près d'une région fortement synaptée.

FIG. **7.** Idem que FIG. **4**, mais synapsis déjà assez intense. Dessinée au centre de la coupe.

FIG. **8.** Idem que FIG. **5**; synapsis intense et caractéristique. Dessinée au centre de la coupe.

FIG. **9.** Idem que FIG. **6**; prise au centre de la préparation; une illusion de synapsis provenant de la bonne orientation des anses pachytènes et du plan de section qui a entamé ces noyaux.

FIG. **10.** Noyau leptotène montrant le premier début du parallélisme des chromosomes; première évolution du stade amphitène. Correspond à la FIG. **4.**

FIG. **11.** Noyau amphitène jeune. Dualités des chromosomes. Correspond à la FIG. **4.**

FIG. **12.** Amphitène typique: bouts libres des anses à dualités déjà soudées. Correspond à la FIG. **5.**

FIG. **13.** Amphitène, partie du noyau opposée à la sphère : sommets des anses à écartement très grand des éléments des dualités. Correspond à la FIG. **5.**

FIG. **14.** Noyau du même âge, mais montrant les bouts libres des anses, dont les éléments sont soudés et orientés vers la sphère. Correspond à la FIG. **5.**

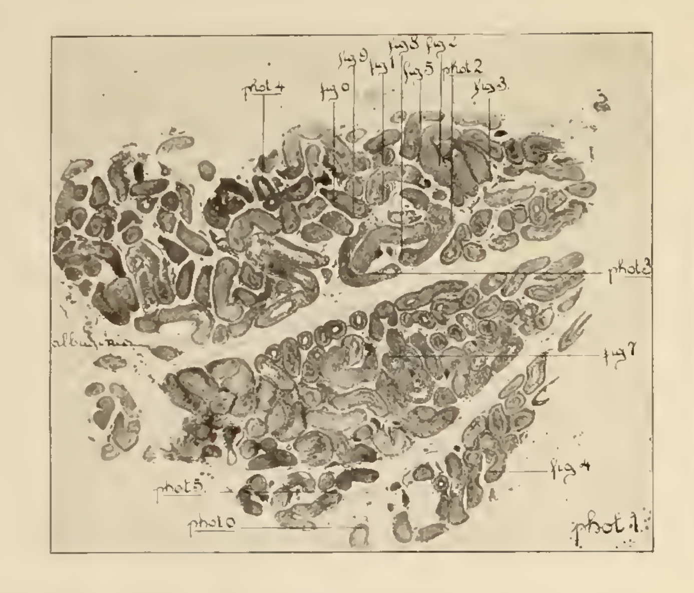
FIG. **15.** Noyau amphitène âgé; la soudure a entrepris une grande partie de l'étendue des anses doubles. Correspond à la FIG. **5**

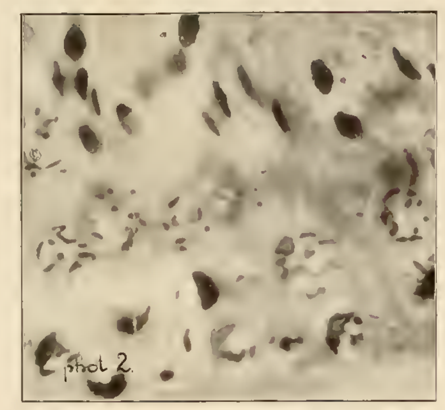
FIG. **16.** Noyau amphitène. Ici cette soudure des chromosomes est complète; seule persiste une trace de fissuration. Cette figure a été prise au centre de la préparation et correspond à la FIG. **5.**

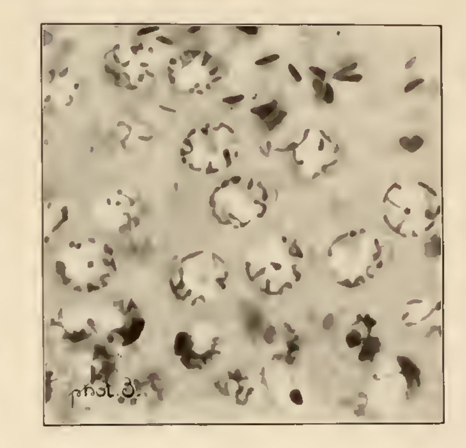
FIG. **17**. Noyau amphitène du même âge que celui de la FIG. **16.** Synapsis assez violent : type *e* de v. WINNIWARTER. Pris au centre de la préparation. Correspond à la FIG. **5.**

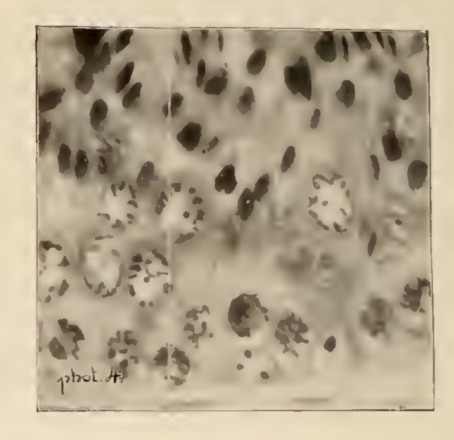
FIG. **18.** Noyau amphitène du même âge que le précèdent; totalement synapté : type *f* de VON WINNIWARTER. Pris au centre de la préparation. Correspond à la FIG. **5.**

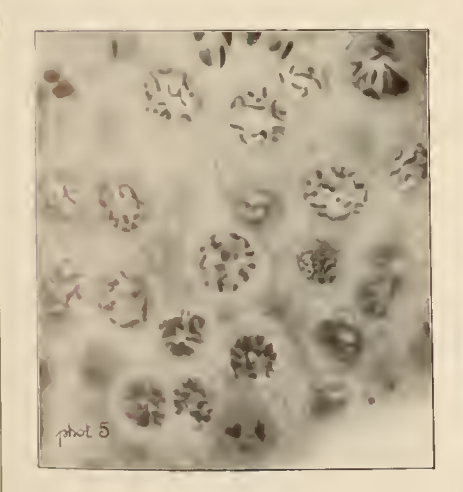
TABLE DES MATIÈRES.

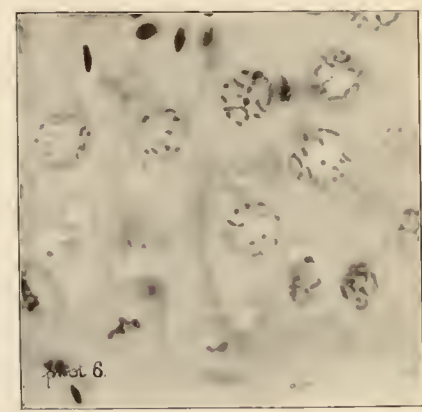


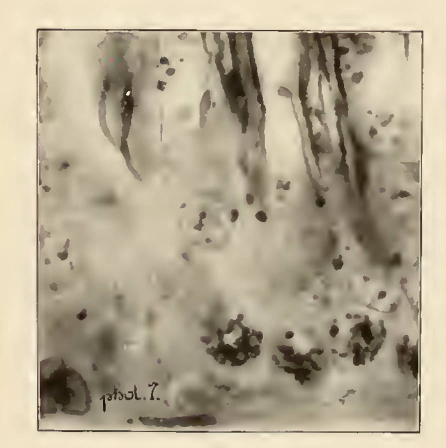


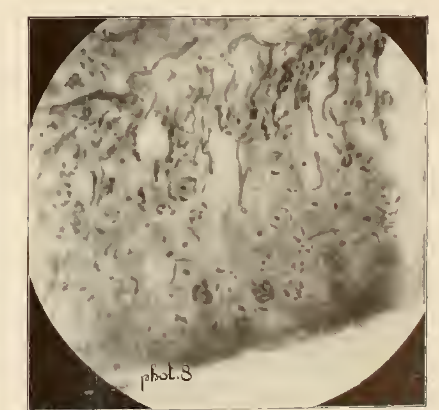


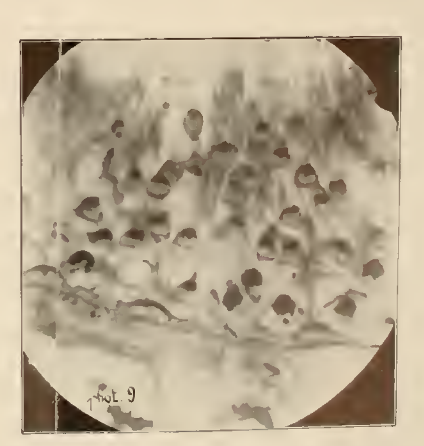






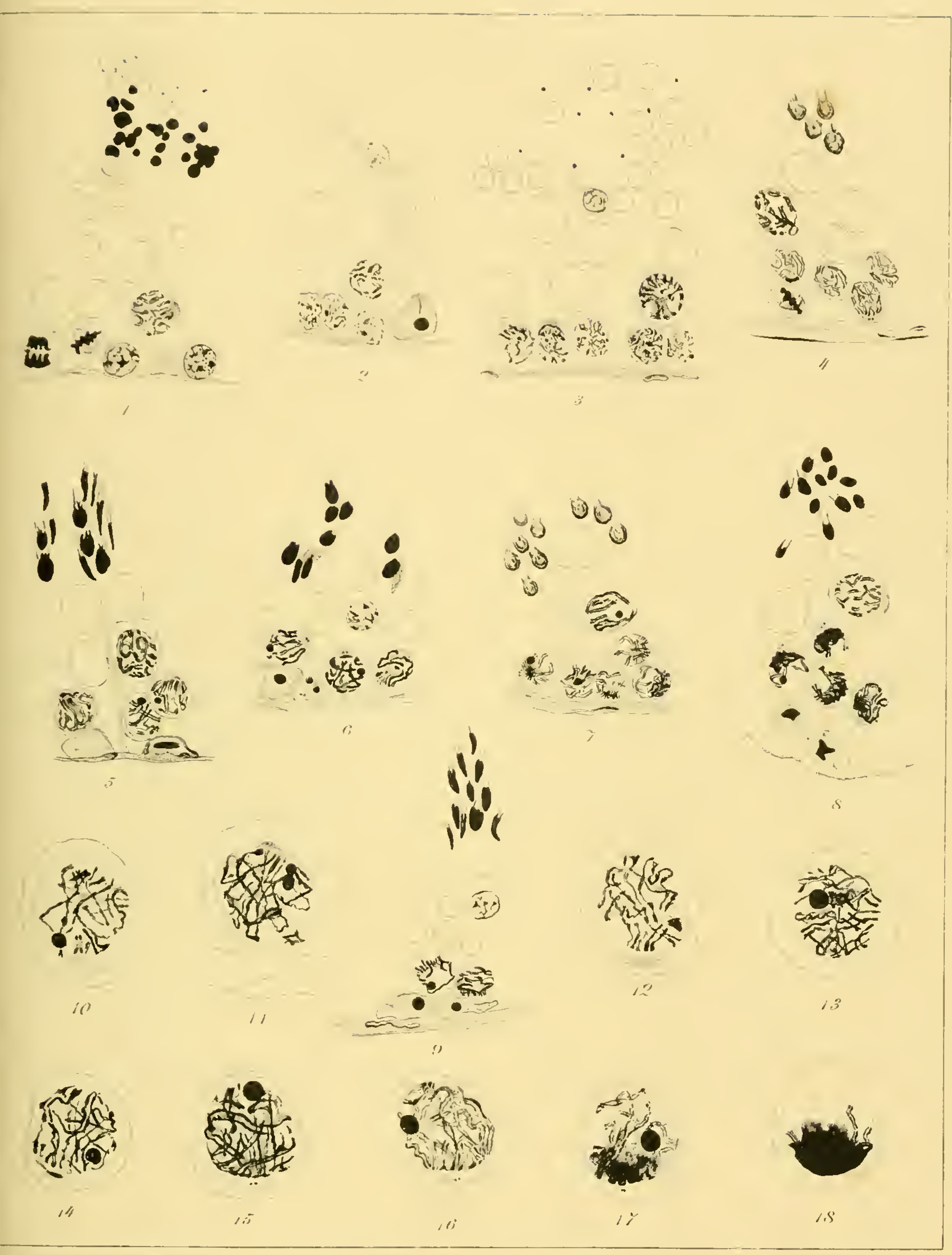






VAN HOOF ad nat. ph.

Imp. J. E. Goossens Br.



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
Lith. De Tollenaere frères Brux
F. Biesemans Sculp

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction

(APHIS SALICETI)

PAR

W. B. von BAEHR.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(Mémoire déposé le 20 Avril 1912.)

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE

de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction

(APHIS SALICETI)

Reprenant après une certaine interruption, causée par différentes affaires particulières, nos recherches cytologiques, nous nous sommes fixé comme objet de travail l'étude détaillée de l'ovogénèse chez les animaux parthénogénétiques.

M. le Professeur GRÉGOIRE, dans le laboratoire de qui nous jouissons depuis plusieurs mois d'une large et très aimable hospitalité, a bien voulu, en nous munissant de la littérature, appeler notre attention sur une série de publications d'A. DEHORNE, qui ont paru, dans le courant de ces deux dernières années, dans les « Comptes rendus de l'Académie des Sciences à Paris », dans le « Zoologischer Anzeiger » et dans l'« Archiv für Zellforschung » (1).

La lecture de ces travaux nous a bien déconcerté. Les résultats des recherches de DEHORNE, s'ils étaient établis, pourraient ébranler les plus importantes acquisitions de la cytologie moderne et entraîner la nécessité de reprendre à nouveau et de contrôler les recherches faites par nos plus célèbres observateurs.

D'autre part, les principales thèses de DEHORNE, notamment tout ce qui concerne le mécanisme nouveau qu'il décrit pour la mitose, le duplicisme constant des chromosomes, la négation complète de l'hypothèse de la

(1) Nous avions commencé la rédaction de ce travail, lorsque nous avons eu connaissance du mémoire *in extenso* de DEHORNE (11). Comme cette dernière publication n'entraine aucun changement dans nos conclusions, nous avons préféré ne pas bouleverser notre rédaction.

pseudoréduction des chromosomes, nous paraissent tellement inadmissibles et tellement opposées à ce que nous avons vu nous-même en étudiant les cellules sexuelles et somatiques chez les *Aphididae*, que nous nous croyons obligé de lui répondre. D'ailleurs, pour pouvoir poursuivre nos recherches sur les phénomènes chromosomiques qui marquent la prophase maturative des œufs parthénogénétiques, il nous fallait de toute nécessité être fixé définitivement sur les valeurs vraies des nombres diploïdique et haploïdique dans nos objets.

Dans nos recherches antérieures sur les *Aphididae*, nous avions surtout en vue d'élucider les relations chromatiques entre les deux sexes. Nous ne nous étions pas arrêté longuement à l'étude de certains stades qui sont importants au point de vue de l'hypothèse nouvelle de Dehorne. Aussi, avant de répondre à ce dernier, nous avons passé en revue encore une fois nos anciennes coupes de l'*Aphis saliceti*, en y ajoutant quelques nouvelles préparations et nous avons complété nos dessins.

Avant de passer à la discussion des thèses de Dehorne concernant les phénomènes de maturation, nous devrons, pour être mieux et plus facilement compris, donner un exposé de toute la spermatogénèse chez *Aphis saliceti*, bien que nous l'ayons déjà décrite à plusieurs reprises dans nos précédentes publications (von Baehr, 1908, 1909, 1910) et bien que nous n'ayons à ajouter que quelques stades, à vrai dire assez importants. Naturellement, dans la description que nous allons donner, nous préciserons certains points auxquels s'attache maintenant un intérêt particulier et sur lesquels un nouvel examen a projeté une lumière plus vive. En tâchant de décrire l'évolution complète des phénomènes principaux qui se déroulent dans notre animal, nous négligerons pourtant tous les détails qui n'offrent qu'un rapport assez éloigné avec l'objet propre de nos recherches et qui ont été déjà décrits dans nos travaux antérieurs. Ainsi nous ne nous occuperons plus ici, en détail, de la question de savoir quelles sont les conséquences de ces recherches cytologiques pour le problème du sexe; car nous avons examiné ce point assez longuement dans nos autres mémoires. Nous nous permettons d'y renvoyer nos lecteurs : ils y trouveront aussi la littérature de cette question.

Quant aux phénomènes de la division somatique, nous nous bornerons au même objet, *Aphis saliceti*.

TECHNIQUE.

Pour l'étude des cellules sexuelles et somatiques de l'*Aphis saliceti*, nous avons employé, comme réactifs fixateurs, les liquides de Flemming (fort et faible), de Hermann, de Petrunkewitsch, de Bouin et le sublimé acétique. Ce sont les deux premières solutions qui nous ont donné les meilleurs résultats. Nous fixions les embryons entiers ou seulement les testicules enlevés aux embryons ou aux jeunes larves. Les testicules des imagos ne pouvaient servir à notre but, parce qu'ils ne contiennent que des spermatozoïdes mûrs.

Après enrobage à la paraffine, les coupes, d'une épaisseur de 3-5 μ, furent colorées à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain ou par le procédé safranine-vert lumière (Lichtgrün).

La coloration des mitochondries ne s'est montrée que dans les coupes des testicules fixés par le liquide de Flemming et colorés par l'hématoxyline ferrique.

Nous avons employé avec grand succès la méthode de Schneider au carmin acétique, pour l'étude des chromosomes sur matériel frais.

Il faut remarquer tout de suite que la comparaison entre diverses cellules au même stade nous a montré que le volume de la cellule et celui du noyau présentent certaines différences individuelles et en outre peuvent être plus ou moins influencés par les différents liquides fixateurs. C'est le liquide de Hermann qui conserve le mieux, nous paraît-il, les proportions naturelles. Le liquide de Flemming cause une certaine rétraction. Le sublimé acétique gonfle les éléments et le liquide de Bouin donne rarement de bonnes préparations dans notre objet. Le carmin acétique employé sur le matériel frais augmente les dimensions des cellules.

En ce qui concerne les dimensions et les épaisseurs des chromosomes, il faut ajouter qu'elles dépendent aussi, dans une certaine mesure, du degré de différenciation dans le procédé de Heidenhain.

I. Cinèses somatiques.

A. Spermatogonies.

Les jeunes spermatogonies piriformes se trouvent disposées dans les cystes de façon à ce que les pôles pointus des cellules convergent au centre du cyste et s'y trouvent assez étroitement rattachés. La paroi de chaque cyste est composée d'un petit nombre de grandes cellules épithéliales.

Au pôle aminci de la spermatogonie, le plasma se colore plus intensément et il contient de petits granules qui ont l'aspect de mitochondries.

Dans le protoplasme des spermatogonies, on trouve souvent, près du noyau, un petit corpuscule arrondi, qui se colore intensément aussi bien avec l'hématoxyline qu'avec la safranine; c'est le corps chromatique, « chromatischer Körper », FIG. 1, 7. Il est très souvent entouré d'une zone claire qui ne prend pas la coloration. Dans certaines cellules spermatogoniales, nous avons trouvé ce corps tout près de la membrane nucléaire. Il est rattaché au nucléole par un fil chromatique et on a l'impression qu'il provient du noyau et est un produit de la fonction nucléolaire, FIG. 2. Il arrive plus rarement que plusieurs de ces corps se trouvent dans la cellule. Nous avons observé des corps semblables à des stades plus avancés, p. ex. FIG. 24, 34, 40, 51, 84. Il est difficile de constater si ce sont bien les mêmes que ceux que nous trouvons dans les spermatogonies. Il est possible qu'ils se forment de nouveau aux différents stades des spermatocytes, par l'activité du noyau en général ou du nucléole en particulier.

Des formations semblables ont été déjà décrites, dans la spermatogénèse des insectes et des vertébrés, par divers auteurs (souvent sous des noms différents), mais il règne une grande divergence d'opinions concernant l'origine et le rôle de ces corpuscules (von Baehr, 1909, 1910). En tout cas, leur origine nucléolaire et leurs relations intimes avec le nucléole nous paraissent assez certaines.

En employant la double coloration safranine-vert lumière, nous avons constaté que le nucléole présente presque toujours une coloration différente de celle des chromosomes, FIG. 3-5. Plus les chromosomes se différencient, plus le nucléole prend une coloration plasmatique (gris-vert pâle). Cela nous montre qu'au moins à certains stades, il est impossible

de ne voir dans le nucléole qu'une substance achromatique (« plasmosome »), mais que l'on peut, au contraire, penser qu'il est composé aussi de chromatine ou qu'une partie de la chromatine s'y trouve emmagasinée. Il n'est pas improbable que les chromosomes, au moment où ils se reforment, empruntent au nucléole une certaine portion de substance et d'autre part que le nucléole expulse une partie de sa substance chromatophile dans le cytoplasme, sous forme d'un corpuscule chromatique.

Les noyaux des spermatogonies sont placés au pôle le plus large de la cellule, près de la paroi du cyste. Ils sont relativement très volumineux, arrondis et contiennent un grand nucléole rond au milieu du réseau nucléaire. Pendant la formation des chromosomes, le nucléole représente encore un corps compact, FIG. 3-5, mais plus tard, même avant la dissolution de la membrane nucléaire, FIG. 6-8, il disparaît sans laisser de traces.

Dans les prophases, FIG. 5-8, et aussi dans les plaques équatoriales des divisions spermatogoniales, FIG. 9, 10, 14, nous avons constaté la présence de *cinq* chromosomes seulement. — Nous employons ici ce nom pour désigner simplement des formations chromatiques nettement individualisées et isolées les unes des autres, et sans vouloir dès maintenant préjuger la question que nous aurons à discuter avec DEHORNE, et qui est de savoir si ces formations sont bien des chromosomes somatiques complets ou simplement des chromosomes-filles déjà isolés.

Il était important de remonter aussi loin que possible dans la prophase pour rechercher le mode de formation de ces chromosomes. Dans la FIG. 3, nous avons représenté une partie d'un noyau spermatogonial au stade où les chromosomes apparaissent encore sous la forme de bandes chromosomiques longues, irrégulières et sillonnées d'une sorte de fente longitudinale. Est-ce là un reste de structure réticulaire, destiné à disparaître, ou bien est-ce la première apparition de la vraie fente longitudinale? Nous ne pourrions pas le dire. Cet aspect de dédoublement dans les chromosomes en formation disparaît vite. Les chromosomes concentrent leur chromatine, se raccourcissent de plus en plus et prennent la forme de bâtonnets, qui se colorent intensément, FIG. 4-10.

Chez *Aphis saliceti*, les dimensions des chromosomes sont presque égales, et pour cette raison il est bien difficile de désigner, parmi eux, des paires d'éléments correspondants. Cependant, par analogie avec les autres espèces d'*Aphididae*, où, dans les cellules femelles, les différents types de chromosomes se trouvent toujours très nettement en paires (STEVENS, 1905*a*,

1906*a*; von Baehr, 1908, 1909, 1910), et aussi pour les raisons que nous verrons plus bas, nous pouvons admettre qu'il y a ici deux paires de chromosomes homologues; d'autant plus que, dans certains noyaux, il y a vraiment des indices qui montrent cette correspondance de quatre chromosomes, deux à deux. Mais il n'en résulte pas que nous voulions dire que les chromosomes homologues se trouvent *rapprochés et disposés par paires*, comme cela a été décrit par certains auteurs pour d'autres objets. Au contraire, les différentes prophases et métaphases que nous avons observées nous montrent nettement que le groupement des chromosomes est bien variable. Il suffit de comparer les fig. **9**, **10** et **14** pour voir que l'arrangement des chromosomes dans les plaques équatoriales est, dans ces trois cas, différent.

Il importe, au point de vue de l'interprétation de Dehorne, de savoir comment les chromosomes vont se comporter au fuseau. Les fig. **9-11** montrent clairement que les cinq chromosomes sont placés dans un unique plan équatorial. Les fig. **12-14** montrent dans chaque chromosome deux moitiés longitudinales s'écartant graduellement l'une de l'autre et arrivant aux pôles.

Dans la fig. **14**, nous avons reproduit deux plaques d'anaphase, — dont l'une se superpose à l'autre dans la coupe, — pour montrer l'arrangement parfaitement symétrique des chromosomes-filles, d'une plaque à l'autre.

On remarquera que les cinq chromosomes métaphasiques présentent une égale épaisseur et il en est de même des cinq chromosomes-filles.

Les chromosomes-filles ne montrent, on le voit nettement, aucune courbure. Cette absence de courbure dans les chromosomes pendant leur ascension aux pôles s'explique sans doute par deux causes : 1) la longueur des éléments n'est pas très grande; 2) chaque chromosome est saisi et attiré vers le pôle, non pas par un seul point, mais par toute sa longueur, au moyen d'un paquet de fibres fusoriales.

Les divisions spermatogoniales chez *Aphis saliceti* se passent à la fois dans toute l'étendue d'un cyste. A ce stade, le protoplasme des cellules se colore peu intensément, les membranes cellulaires sont peu visibles et il en résulte quelquefois que le contenu d'un cyste présente l'aspect d'un syncytium. Pendant les divisions, les cystes s'accroissent, mais les cellules spermatogoniales deviennent de plus en plus petites.

B. Cellules somatiques.

Dans les cellules somatiques des embryons mâles, nous avons établi la présence d'un nombre de chromosomes égal à celui des spermatogonies (5); au contraire, dans les cellules somatiques des femelles, et dans les œufs dont elles proviennent, le nombre des chromosomes est de 6 [1].

Nous avons pu suivre clairement, ici aussi, l'histoire des chromosomes de la division somatique.

Les FIG. 94-96 représentent différents stades de prophase dans des figures de segmentation d'œufs parthénogénétiques qui se trouvent dans les tubes ovariques. Dans la FIG. 94, nous voyons les chromosomes au moment où ils viennent de se dégager du réseau. Ils représentent des bandes assez longues, courbées et irrégulières; leur substance est encore comme disloquée et ils se colorent faiblement. Dans un de ces chromosomes, qui s'offre d'une manière plus favorable à l'observation, une fente longitudinale s'aperçoit très nettement. Quel est le nombre de ces bandes chromosomiques? Il est difficile de le dire avec précision. Il est certain cependant qu'il ne dépasse pas 6.

Les chromosomes de la FIG. 95 montrent une structure déjà un peu plus condensée, mais encore irrégulière et spongieuse. Ici on trouve une fente longitudinale assez nette, mais qui n'est visible que par places et dans certains chromosomes. Dès ce moment, six chromosomes sont nettement distincts.

---

[1] MORILL, dans son travail de 1910 (p. 117), attribue la constatation du nombre de 5 chromosomes chez le mâle de l'*Aphis saliceti*, à notre seconde publication sur les *Aphididae* (1909) Cependant nous avons constaté le nombre des chromosomes, dans les deux sexes, dès notre première publication (1908) et nous y avons donné les dessins nécessaires. MORILL est dans la même erreur quand il parle, p. 115, de notre description de la maturation et de la segmentation dans les œufs parthénogénétiques, chez plusieurs espèces des *Aphididae*.

Dans cette publication de 1908, nous avons fait remarquer les différences qui existent au point de vue de la spermatogénèse et de l'ovogénèse, entre nos résultats et ceux de STEVENS (1905*a* et 1906*a*) et nous avons insisté sur la ressemblance des phénomènes que nous avons observés dans la spermatogénèse de l'*Aphis saliceti* avec ceux que MORGAN (1908), dans une courte note qui venait de paraître, annonçait pour la spermatogénèse de *Phylloxera*. Plus tard, en 1909, MORGAN publia dans « Science » une nouvelle communication sur le même sujet; seulement la date de cette note a été, par mégarde, faussement indiquée comme 1908 dans la bibliographie du travail détaillé de MORGAN lui-même, qui a paru, plus tard, dans la même année 1909. Les auteurs qui pensent pouvoir parfois se dispenser de lire et de contrôler les travaux qu'ils citent, ont été naturellement mis dans l'erreur par cette faute involontaire et ont accepté cette fausse indication de date, les uns après les autres.

Plus tard, le processus de régularisation et de concentration chromosomique continue et la substance des chromosomes devient homogène. De la fente longitudinale on n'aperçoit que de faibles indices. Un de ces stades de prophase assez avancée se trouve dessiné dans la FIG. 96.

Les trois noyaux que nous venons de décrire appartiennent tous à des cellules d'embryons femelles. Ceux des FIG. 94 et 96 appartiennent à des cellules voisines d'un même embryon et celui de la FIG. 95 provient d'un autre embryon à un stade de développement encore plus jeune. Dans le noyau de la FIG. 95, nous voyons les six chromosomes tout entiers; les noyaux des FIG. 94 et 96 sont un peu coupés par le rasoir et certaines portions des chromosomes sont restées dans l'autre coupe.

La FIG. 97 nous montre une grande cellule somatique prise d'un embryon femelle déjà assez bien développé. Le noyau y est en prophase avancée. Les six chromosomes s'y comptent facilement.

Comme on le voit dans les figures citées et comme nous l'avons constaté dans beaucoup d'autres noyaux, depuis le commencement de la prophase jusqu'à la fin, aucune distribution ni surtout aucun rapprochement étroit par paires ne s'observent dans les chromosomes. Ceux-ci sont tous distribués isolément et assez éloignés l'un de l'autre dans la cavité nucléaire.

Dans la FIG. 95, qui nous montre, comme nous l'avons dit plus haut, une cellule d'un très jeune stade de segmentation, si on voulait trouver absolument une disposition spécifique, on pourrait plutôt dire qu'il y a un groupement par 3. Les six chromosomes sont partagés en deux lots, contenant chacun trois éléments. Mais nous n'y attachons pas beaucoup d'importance et nous croyons que ce groupement est tout à fait accidentel, comme le prouvent d'ailleurs les autres noyaux où semblable disposition des chromosomes ne peut pas être constatée.

Nous arrivons maintenant à la métaphase et la question se pose encore de savoir comment les chromosomes que nous venons de décrire vont s'y comporter.

La FIG. 98 qui montre, de face, une métaphase, et les FIG. 93, 104-108 qui représentent le même stade en vue polaire, prouvent que les chromosomes sont rangés *dans un seul plan*.

Les chromosomes placés au fuseau subissent une division longitudinale. Il en résulte que 6 (♀) ou 5 (♂) moitiés longitudinales, de part et d'autre du plan équatorial, se rendent vers les pôles. En montant aux pôles,

les chromosomes-filles ne se courbent pas, ce qu'on observe très bien en vue de face, FIG. 101.

Dans les FIG. 99-102, nous avons reproduit des plaques équatoriales de cellules somatiques appartenant à différentes étapes de l'ontogénèse.

Les FIG. 99*a* et 99*b* nous représentent, répartie sur deux coupes, la métaphase de la première division de segmentation, en vue de face. Les chromosomes-filles y sont sur le point de se séparer. Un des chromosomes est coupé et se trouve sur les deux coupes.

Des plaques équatoriales de segmentation plus avancée sont reproduites en vue de face, dans les FIG. 100-102. Nous y voyons les écartements des moitiés longitudinales de plus en plus prononcés.

Enfin la FIG. 103 représente l'anaphase d'une division de segmentation avancée.

Dans les bonnes préparations, la numération des chromosomes est assez facile en vue polaire ou un peu oblique, même dans beaucoup de cellules d'embryons déjà bien développés, FIG. 93(♂), 108 (♀). En vue de face, au contraire, on ne parvient presque jamais à voir tous les chromosomes : le nombre qu'on aperçoit dépend des dispositions très variables des chromosomes à l'équateur et du côté par lequel la plaque est tournée vers l'observateur.

Il suffit de comparer les différentes figures pour se rendre compte que, à ce stade non plus, il n'y a aucun rapprochement étroit des chromosomes par paires et que leur groupement dans les plaques varie considérablement, FIG. 104-108.

Notons encore que les figures de métaphase et d'anaphase sont absolument les mêmes dans les cellules somatiques à cinq chromosomes, et dans les cellules somatiques qui en contiennent six; nous voulons dire que les six chromosomes des cellules somatiques, chez les femelles, se comportent de la même façon que les cinq chromosomes des cellules somatiques, chez les mâles.

II. Cinèses de maturation.

Prophase hétérotypique.

Après la dernière division goniale, les cellules augmentent de volume. Elles ont déjà perdu, durant la période de multiplication, leur groupement en rosette. Elles ne demeurent plus si intimement associées et elles commencent à prendre une forme plus sphérique, FIG. 16-18. Le pôle, qui était primitivement conique, s'arrondit de plus en plus, mais il est toujours facile à distinguer grâce à la présence des mitochondries, qui, dès ce moment, apparaissent en quantité plus considérable.

Les meilleures images de mitochondries nous ont été fournies par les préparations qui provenaient du matériel fixé avec la liqueur de FLEMMING et étaient colorées par l'hématoxyline au fer. Après fixation par le mélange de HERMANN, le protoplasme apparaît ici diffusément teint en noir. La safranine, quelle que soit la fixation, ne colore pas les granules mitochondriaux; c'est un argument contre l'opinion qui les fait provenir de la chromatine nucléaire.

Bien que l'étude des transformations télophasiques des chromosomes soit très malaisée dans notre objet, nous pouvons dire cependant que les chromosomes-filles ne paraissent pas subir au moment où ils entrent en réseau, une division longitudinale analogue à celle que décrivent, à ce stade, plusieurs auteurs, entre autres BRUNELLI et DEHORNE.

Les chromosomes, après la dernière division goniale, reconstituent un réseau quiescent, contrairement à la récente description de MONTGOMERY (1911) pour l'*Euschistus*. Dans le réseau, FIG. 16-18, on ne peut pas même discerner les chromosomes de la télophase précédente, ainsi que certains auteurs ont pu le faire dans d'autres animaux, surtout SCHREINER dans le *Tomopteris* (1906). A ce stade, le noyau contient un réseau régulier avec un grand nucléole, FIG. 16-18. Les FIG. 16 et 17 proviennent de coupes trop décolorées.

Le premier changement qui apparaît dans le noyau quiescent consiste dans l'apparition de filaments moniliformes assez minces, FIG. 18-20.

Nous voyons, déjà à ce stade, que les minces filaments se terminent par des extrémités libres et qu'il n'y a donc aucune formation de spirème con-

tinu. Les éléments nucléiniens remplissent entièrement le noyau et, dans les cellules bien fixées, ne montrent aucune contraction.

Dans certains noyaux, surtout aux stades un peu plus avancés, nous trouvons, parmi les filaments simples, des filaments — ou des parties de filaments — groupés deux par deux. Ils peuvent être associés parallèlement ou entrelacés, FIG. 20-23.

Dans certaines de ces figures et surtout à un stade ultérieur, FIG. 24-28 (1), nous observons des filaments minces dont l'association, deux par deux, est plus étroite, de manière à constituer des formations d'une épaisseur à peu près double. Ces derniers aspects correspondent, pensons-nous, à ce qu'on appelle ailleurs les « anses pachytènes ».

Dans la plupart des autres objets animaux, le stade des filaments épais ou stade pachytène est accompagné d'une disposition des filaments en « bouquet ». Chez *Aphis saliceti*, nous n'avons pas trouvé cette orientation. Ajoutons d'ail leursqu'aux stades précédents nous n'avons observé, à aucun moment, des figures de contraction synaptique des filaments minces (2).

Nous avions pensé que l'absence du stade « bouquet » — en admettant qu'il se fait ici une réelle *association* de filaments, — trouve peut-être son explication dans cette circonstance que, le nombre des chromosomes chez *Aphis saliceti* étant peu élevé, les filaments ont assez de place pour s'associer commodément, sous une forme distendue, sans avoir besoin de recourir à une orientation spécifique. Cependant il ne faut pas oublier que, chez l'*Ophryotrocha*, malgré le nombre restreint de chromosomes, le stade « bouquet » apparaît nettement. Nous pouvons pourtant faire remarquer que, chez *Aphis saliceti*, les dimensions des noyaux relativement à celles des chromosomes sont beaucoup plus grandes que chez l'*Ophryotrocha*.

Quoique les filaments épais, à ce stade, soient bien longs et fort repliés sur eux-mêmes, on peut, dans certains noyaux particulièrement favorables,

(1) A l'effet de mieux montrer les aspects chromosomiques, nous avons surtout représenté, dans nos dessins, des noyaux entamés par le rasoir.

(2) Il faut peut-être rappeler que la contraction synaptique qui est décrite dans beaucoup d'objets est tenue par certains auteurs (Mc CLUNG, 00, 02*b*, JANSSENS, 01, 05, MEVES, 07, etc....) pour artificielle, et considérée par d'autres comme n'étant qu'en partie naturelle. GRÉGOIRE (1907, 1910) admet que, même dans les objets où elle serait, en partie, naturelle, elle ne peut avoir d'autre signification que celle d'un phénomène *accompagnant* les processus de réduction, qui sont la chose essentielle. Cela résulte de ce que, dans certains objets, où on ne trouve pas le ramassement synaptique, les stades de réduction les plus importants sont, dans leur évolution, identiques à ceux qui se déroulent dans les objets où se produit un ramassement synaptique.

constater avec évidence qu'ils sont dès maintenant en un nombre inférieur à 5; de plus on remarque nettement une différence dans le calibre des filaments d'un même noyau, et la comparaison des figures de ce stade avec celles des phases suivantes montre avec certitude que vraiment il y a, dès maintenant, seulement deux éléments doubles et un élément simple. Il importe de constater qu'à aucun moment, les éléments plus épais n'apparaissent tout à fait indivis. On peut toujours y constater, par endroits, une distinction entre les deux filaments de plus en plus rapprochés qui les constituent, FIG. 24-29.

Cela nous montre que chez *Aphis saliceti*, de même que dans certains autres objets, les deux filaments restent distincts l'un de l'autre dans les « anses pachytènes » et qu'aucune fusion entre eux n'a lieu, contrairement à ce que pensent VEJDOVSKY, BONNEVIE, VON WINIWARTER et SAINMONT.

On voit que le noyau qui correspond au stade pachytène présente dans notre objet un aspect un peu différent de ce qu'on décrit généralement sous le nom de « pachytène orienté ». Il correspond plutôt, dès le début, à une étape plus avancée des autres objets, « le pachytène déroulé » (GRÉGOIRE, 1907, 1910).

L'absence dans notre objet du stade pachytène orienté avec les anses au moins apparemment indivises nous conduit d'autant plus facilement et directement au stade du « dédoublement longitudinal » et au stade strepsitène et montre qu'il n'y a pas entre ces stades et le précédent de démarcation bien nette. La fente qui séparait les minces filaments entrelacés et qui n'a pas disparu, même apparemment, au stade correspondant au pachytène — où elle a été seulement voilée dans certaines portions par un rapprochement très étroit, — commence à s'affirmer de plus en plus nettement, FIG. 30-33.

Nous nous sommes efforcé de suivre la transformation graduelle des deux chromosomes dédoublés et du chromosome simple jusqu'à la diacinèse, pour rechercher si certains aspects pourraient être pris pour un repliement métasyndétique, dans le sens de MC CLUNG ou de FARMER-MOORE. Nous n'avons rien observé de semblable, comme nous allons le voir.

Les anses dédoublées prennent bientôt les aspects caractéristiques du stade strepsitène, FIG. 34-43; les deux branches constitutives montrent des entrelacements et des écartements plus ou moins notables. Sous ce rapport, les images de l'*Aphis saliceti* sont absolument classiques. Les deux chromosomes doubles se distinguent nettement ici d'un troisième élément qui de-

meure constamment simple et équivaut à peu près, dans son épaisseur, à l'un des éléments constituants des chromosomes doubles; ce chromosome simple est l'*hétérochromosome*.

Les chromosomes strepsitènes, d'abord encore assez longs, subissent un raccourcissement graduel, résultat de leur concentration. Mais à aucun moment, ils ne perdent leur dualité. On trouve en abondance les aspects, FIG. 31-45, qui les montrent de plus en plus courts et trapus et devenant, à la fin, les chromosomes réguliers de la diacinèse. Ce dernier stade comporte deux chromosomes doubles et un chromosome simple, FIG. 46 et 47.

Il est clair dans notre objet qu'aucun « repliement » ne se produit : les deux branches qui constituent les deux chromosomes doubles de la diacinèse ne sont donc autre chose que les deux filaments que nous avons vus associés dans les noyaux correspondant aux noyaux pachytènes.

Nous aurons à discuter plus tard la portée des diverses constatations que nous venons de décrire, au point de vue de la réduction.

D'après STEVENS (1905*a*, 1906*a*), dans les spermatocytes de premier ordre, après la période de repos, les chromosomes diacinétiques se trouvent dispersés dans les noyaux et sont encore en nombre somatique. Ce n'est qu'immédiatement avant l'établissement de la plaque équatoriale que l'appariement s'accomplit entre des chromosomes tout formés. Ainsi que nous l'avons déjà montré en 1908, nos observations sont ici tout à fait en opposition avec celles de STEVENS. En ce temps-là d'ailleurs, l'auteur ne trouvait aucune différence dans le nombre des chromosomes, chez les mâles et chez les femelles; elle croyait établir ici le même nombre pair que dans les œufs parthénogénétiques. — Dans son travail de 1909*b*, elle écrit que, s'inspirant de la découverte de MORGAN (1908) concernant le dimorphisme des spermatozoïdes chez le *Phylloxera*, elle a repris à nouveau l'examen de ses préparations; qu'elle a constaté, pour un certain nombre des espèces étudiées, la présence d'un hétérochromosome impair dans les spermatocytes, et qu'elle a trouvé, chez une espèce (« Harpswel willow aphid »), deux noyaux au stade de la prophase spermatogoniale, où le nombre des chromosomes est inférieur d'une unité à celui des femelles. Plus tard, STEVENS (1910*c*) a pu, dans quelques cellules somatiques d'embryons mâles de l'*Aphis œnotherae*, compter neuf chromosomes, au lieu de dix, que contiennent les femelles.

Dans aucun de ses travaux, STEVENS ne s'arrête à l'étude des stades de prophase de la première cinèse. De toute l'étape qui sépare les noyaux diacinétiques des noyaux encore en réseau (avec un grand nucléole), elle ne

reproduit aucune image. Cela montre que les stades les plus importants de la prophase lui ont échappé et cela explique aussi sans doute, en une certaine mesure, son erreur dans la numération des chromosomes et dans l'interprétation du stade diacinétique.

Tannreuther (1907), qui trouve, chez les Aphides, un même nombre pair de chromosomes pour les deux sexes, décrit chez *Melaxanthus salicola* une copulation des chromosomes analogue à celle qu'admet Stevens, ne se produisant qu'au moment où les chromosomes ont atteint leur état définitif, à la fin de la diacinèse, immédiatement avant la mise au fuseau; cependant, contrairement à Stevens, qui admet un accolement parallèle, il croit avoir constaté une conjugaison bout à bout. Les figures de Tannreuther dénoncent une très mauvaise fixation du matériel et elles sont tellement obscures qu'elles ne peuvent servir de base à un examen critique.

Morgan, dans son travail de 1909*b*, ajoute à ses figures pour le *Phylloxera*, quelques dessins concernant la spermatogénèse des Aphides, d'après ses propres observations. De toute la prophase, l'auteur ne représente que les chromosomes diacinétiques; il les dessine comme des bâtonnets simples non divisés, fig. XX, D, E, F.

Métaphase et anaphase.

Nous avons déjà, dans nos travaux de 1908, 1909 et 1910, décrit en détail les phénomènes des deux cinèses de maturation, après la diacinèse. Il importait cependant, en raison des nouvelles hypothèses de Dehorne, de reprendre de tout près l'examen de cette période. Grâce au nombre restreint de ses chromosomes, l'*Aphis saliceti* est à même de constituer un document absolument décisif dans la question.

Les chromosomes doubles, — donc deux des trois, — se rangent à l'équateur en plaçant leur grand axe perpendiculairement à l'axe du fuseau ([1]).

De plus, il est clair que les deux chromosomes doubles se placent au fuseau de façon à superposer leurs deux branches (insertion en superposi-

([1]) Stevens, déjà dans son premier travail sur les Aphides (1905*a*), a bien observé pour les chromosomes doubles cette façon de se mettre au fuseau. — Morgan (1909*b*) ne donne aucun détail au sujet de la disposition des chromosomes à l'équateur, chez les Aphides. Chez les Phylloxères, pour autant que nous pouvons en juger d'après les dessins de l'auteur, tous les chromosomes (les ordinaires qui se divisent dans la première mitose et les deux hétérochromosomes qui, unis ou séparés, passent indivis à un des pôles) se placeraient parallèlement à l'axe du fuseau, fig. XV, A, B, XVII a, H, I.

tion, Grégoire), c'est-à-dire de manière à orienter une branche vers un pôle et l'autre vers le pôle opposé. C'est ce qui s'observe très bien dans la fig. **48**, où ne sont représentés que deux chromosomes. La fig. **50** montre les deux chromosomes doubles, par leur extrémité. On y voit clairement les deux branches superposées. La fig. **49** montre un spermatocyte qui a été un peu lésé par le couteau du microtome et dans lequel les chromosomes sont déplacés de leur position équatoriale; il en résulte que les deux chromosomes doubles nous apparaissent ici tout entiers, en vue latérale, ce qui n'arrive pas dans les conditions normales, à ce stade.

Il est certain que, dans les fig. **51-53**, ce sont, dans chaque chromosome double, les deux branches diacinétiques qui se séparent vers les pôles. La métaphase I et l'anaphase I s'accomplissent donc d'après le schéma hétérohoméotypique.

Sur les préparations colorées avec l'hématoxyline au fer, on trouve, à chacun des deux pôles du fuseau, un petit centrosome rond, fig. **51**. Les mitochondries sont, comme auparavant, concentrées en un seul pôle, fig. **51-53**.

Rappelons ici, parce que cela a son importance dans la question de la réduction, que la division des spermatocytes de premier ordre se passe d'une manière très singulière que nous avons décrite en détail, avec des figures à l'appui, en 1908.

Quand l'anaphase est déjà plus avancée, on voit que le spermatocyte ne se divise pas en deux cellules-filles égales en dimension, comme on pourrait s'y attendre à première vue, d'après les fig. **48**, **50**, **51**, mais il donne naissance à une grande cellule, contenant les mitochondries, et à une autre plus petite, dépourvue de mitochondries, fig. **52-55**. Tandis que les deux éléments doubles se partagent régulièrement en leurs deux moitiés, l'hétérochromosome, au contraire, simule seulement une tentative de division. Etant saisi à ses bouts par les fibres des deux pôles, il s'étire suivant l'axe du fuseau comme s'il devait se partager symétriquement entre les deux cellules-filles, fig. **50-53**, **56**. Mais ensuite, lorsque la petite cellule est déjà presque tout à fait séparée de la grande et n'y reste plus attachée que par un mince pont plasmatique, l'hétérochromosome se retire totalement dans la grande cellule, fig. **54**, **55**, **57**. Il en résulte deux sortes de spermatocytes de deuxième ordre : les plus grands, qui contiennent trois chromosomes, des mitochondries et beaucoup de protoplasme, et les plus petits, qui ont reçu seulement deux chromosomes et peu de protoplasme.

Quelle est la vraie cause de cette division inégale? Il est difficile de le dire. On sait que, pour les divers cas de division inégale des cellules, on fait intervenir différents facteurs. Mais toutes les explications connues conviennent peu à notre cas (von Baehr, 1909, 1910). Aussi avons-nous émis la supposition que peut-être, ici, la distribution inégale des mitochondries dans la cellule joue un certain rôle, puisque c'est seulement par là que les deux pôles se distinguent à l'observation.

En ce qui concerne le partage inégal de la chromatine elle-même, il nous semble qu'il faut ici, en premier lieu, tenir compte de l'univalence de l'hétérochromosome, — que nous établirons plus tard, — car les deux autres chromosomes se divisent, eux, symétriquement.

Comment se fait-il maintenant que cet hétérochromosome, d'abord rattaché également aux deux pôles et évidemment attiré avec la même force de part et d'autre par les fibres fusoriales, se rende toujours à la fin tout entier dans la plus grande cellule? Cela est sans doute réglé par la présence des mitochondries dans le pôle privilégié. Comme nous l'avons dit plus haut, le pôle qui est prédestiné à recevoir l'hétérochromosome, est marqué depuis longtemps par la présence de mitochondries (von Baehr, 1908, 1909, 1910).

En ce qui concerne la dernière étape de l'anaphase I, nous avons à ajouter un détail important à notre description des mémoires précédents.

Lorsque les chromosomes sont arrivés aux pôles, il apparaît sur leurs bords de petites vacuoles, fig. **52**, qui se réunissent ensuite. Ainsi se forme la vacuole du noyau, avant même que les cellules-filles soient tout à fait séparées. La vacuole définitive est, relativement aux chromosomes, si volumineuse, qu'il faut bien admettre que c'est surtout le protoplasme qui contribue à la production du liquide nucléaire.

En ce moment, et c'est ici notre nouvelle constatation, on voit, dans les préparations bien différenciées, que tous les chromosomes de l'anaphase montrent une mince fente longitudinale, fig. **57-61**. C'est la préparation des chromosomes-filles de la seconde cinèse et, à ce point de vue aussi, l'*Aphis saliceti* suit le schéma hétérohoméotypique.

Dans l'hétérochromosome, la fente longitudinale est souvent très nettement visible déjà au stade qui est représenté dans la fig. **56**, c'est-à-dire à un moment où il est encore rattaché aux deux pôles.

Intercinèse et prophase II.

Après la séparation des cellules-filles, survient l'intercinèse.

Les chromosomes qui s'étaient plus ou moins raccourcis durant leur ascension polaire, s'allongent maintenant un peu, et leur substance se vacuolise de plus en plus, FIG. 58.

L'étude de l'intercinèse, sur de nombreux individus fixés à différentes époques, nous porte à croire que, peut-être, la durée de cette période et le degré des modifications chromosomiques qu'elle comporte ne sont pas toujours les mêmes.

Nous avons pu constater que, dans certains testicules, la vacuolisation et la transformation des chromosomes ne sont pas aussi complètes, FIG. 68-70, que dans d'autres, FIG. 62-64; la persistance morphologique des éléments chromatiques n'y était qu'un peu voilée par les contours plus ou moins indistincts des chromosomes et par leur rapprochement mutuel assez étroit.

Que l'intercinèse dans les individus d'une même espèce puisse montrer différents degrés de transformation des chromosomes, cela a déjà été montré par JANSSENS (1901) et SCHOCKAERT (1902).

Au début de la seconde prophase, les chromosomes apparaissent comme composés de microsomes et montrent une fente longitudinale, FIG. 65, 68, 69. — Il semblerait qu'un des chromosomes se détache de la masse commune plus tôt que les autres et qu'il les devance dans son développement, FIG. 65, 66.

A un stade plus avancé de la prophase, les contours des chromosomes se régularisent, la fente devient invisible; les chromosomes apparaissent plus homogènes en même temps qu'ils s'étirent et prennent l'aspect de filaments minces et ondulés, FIG. 71, 72.

A la fin de la prophase, les chromosomes se raccourcissent de nouveau, et, dans tous, une mince fente longitudinale réapparaît, comme le montrent les FIG. 73-77. Avant de se mettre au fuseau, les chromosomes présentent la forme de bâtonnets droits divisés en long, FIG. 78.

Il importe, au point de vue de l'hypothèse de DEHORNE, d'insister sur ceci que, dès le moment où les chromosomes deviennent nettement discernables, ils sont au nombre de 2 dans les petits spermatocytes de second ordre et de 3 dans les grands spermatocytes et que, à la fin de la prophase, on observe, on ne peut plus clairement, soit deux, soit trois chromosomes longitudinalement divisés.

Métaphase II et Anaphase II.

Les grands spermatocytes de second ordre sont seuls capables d'atteindre leur développement définitif et de fournir des éléments fonctionnels. Les spermatocytes plus petits ne dépassent pas généralement la prophase de la seconde cinèse, FIG. 71, 73, 74, 91, souvent même ils dégénèrent dès avant ce stade. Leur chromatine s'amasse en un globule fort coloré, FIG. 92, et leur protoplasme se dissout.

Les grands spermatocytes II subissent une seconde division de maturation. La fente longitudinale que nous avons observée dans tous les chromosomes à la prophase, et qui est probablement la même que celle qui avait apparu à l'anaphase de la première division, devient maintenant efficace par la séparation dicentrique des moitiés longitudinales.

Il importe encore, au point de vue de l'interprétation de DEHORNE, d'insister sur ce stade. La FIG. 79 représente, en vue polaire, un spermatocyte de second ordre en métaphase, et la FIG. 80 reproduit, de face, le même stade : toutes deux montrent clairement que ce sont les chromosomes des FIG. 75-78 qui se sont rangés en un plan équatorial et qui se dissocient en leurs moitiés longitudinales. On constate ici encore que les moitiés longitudinales ne se courbent pas, au moment où elles commencent à remonter vers les pôles, FIG. 80-83. Chaque spermatide reçoit le même nombre de chromosomes (3).

C'est le moment de faire remarquer que, depuis l'anaphase I, les deux autosomes et l'hétérochromosome se comportent absolument de la même façon, sauf peut-être au début de la seconde prophase, pour le cas où on admettrait que c'est l'hétérochromosome qui prend les devants sur les autosomes.

Les mitochondries, pendant la seconde cinèse, apparaissent beaucoup moins développées.

Spermatides.

A la fin de l'anaphase II, il se forme, autour des chromosomes, une vacuole nucléaire, FIG. 84, 85. Nous y apercevons encore quelque temps les trois éléments chromatiques de plus en plus vacuolisés. Bientôt, cependant, le noyau entre de nouveau en repos, et un nucléole apparaît.

Tout près de la membrane nucléolaire, se trouve un « Nebenkern » en

forme de vésicule, dont la paroi est formée d'une substance intensément colorée par l'hématoxyline au fer, FIG. 86. — D'après les observations de la majorité des auteurs récents, le « Nebenkern » se forme aux dépens des mitochondries. Cela est peut-être admissible aussi pour notre objet.

Nous n'avons pas suivi en détail la transformation des spermatides en spermatozoïdes définitifs et nous pouvons seulement dire que, dans les stades plus avancés, lorsque la spermatide s'étend et s'allonge, un filament axial se montre, FIG. 90, et le « Nebenkern » disparaît. La substance liquide de son intérieur semble se répandre dans le protoplasme, tandis que la paroi se décompose en petits granules.

* * *

Nous avons déjà eu l'occasion, au cours de notre description, de comparer nos observations avec celles de Stevens et de Morgan sur les *Aphis* et les *Phylloxera*. Il ne sera pas inutile de dire, dès maintenant, quelques mots concernant les observations qu'on a faites sur divers groupes alliés aux *Aphididæ*.

Chez les *Membracidæ*, *Jassidæ*, *Cercopidæ*, *Fulguridæ*, qui appartiennent aussi aux Hémiptères homoptères, les phénomènes de maturation se passent, d'après Boring (1907), autrement que chez *l'Aphis saliceti*. Boring décrit, à la dernière télophase goniale, une entrée en connection des chromosomes, bout à bout, par des ponts de linine. A la période d'accroissement, après un stade de contraction, un spirème dédoublé se divise en un nombre réduit de chromosomes, ceux-ci formant des tétrades. L'hétérochromosome persiste pendant toute cette période sous la forme d'un corps dense, intensément coloré. La ressemblance de certains stades trouvés par Boring avec les images d'autres objets, où on a décrit une copulation des chromosomes, bout à bout, lui permet d'admettre que, chez les formes citées, la fente longitudinale des chromosomes diacinétiques correspond à l'axe longitudinal des chromosomes spermatogoniaux et que la métaphase I comporte une division transversale réductionnelle, qui sépare les chromosomes spermatogoniaux liés bout à bout. Quand les chromosomes se mettent au fuseau, l'hétérochromosome, contrairement aux autres chromosomes, est rattaché à un pôle seulement, par les fibrilles fusoriales. — Semblable description de la spermatogénèse avait déjà été proposée, avant les recherches de Boring, par Stevens (1906*b*), pour *Aphrophora quadrangularis*, qui est aussi un Hémiptère homoptère. Stevens admet une copula-

tion des autosomes spermatogoniaux, bout à bout, la formation d'un spirème continu, le clivage ultérieur de ce dernier et sa segmentation en le nombre réduit de chromosomes, enfin une division réductionnelle transversale à la métaphase I. L'hétérochromosome ne prend pas part à la formation du spirème et garde, pendant toute la période d'accroissement, la forme d'un corps chromatique plus ou moins allongé, intensément coloré. Il se clive avant le dédoublement du spirème (« split-spirema stage ») et, sous la forme d'un chromosome clivé, attaché par les fibrilles fusoriales à un pôle seulement, il passe tout entier dans un spermatocyte de IIe ordre. A la seconde mitose de maturation, l'hétérochromosome se divise de la même manière que les autres chromosomes.

DISCUSSION GÉNÉRALE.

La discussion des observations que nous venons de rapporter sur l'*Aphis saliceti* doit concerner deux questions : leur portée au point de vue de l'interprétation nouvelle de Dehorne et leur signification au point de vue du mécanisme de la réduction.

A. L'interprétation de Dehorne.

Dans ses deux premières communications à l'Académie des Sciences de Paris (1910*a*, 1910*b*), Dehorne, partisan déclaré de la persistance morphologique des chromosomes à travers la durée de l'état quiescent, prétend démontrer que, dans les cellules somatiques d'une Annélide tubicole, *Sabellaria spinulosa* Leuck., et dans celles des Batraciens, la véritable division longitudinale des chromosomes est toujours très précoce. La dissociation des moitiés longitudinales dans les chromosomes d'une cinèse donnée se serait déjà opérée à l'anaphase précédente et serait liée au fait de l'entrée des chromosomes au repos. Le noyau quiescent contiendrait donc deux fois plus de cordons chromatiques, nettement individualisés, qu'il n'est entré de chromosomes véritables dans sa constitution. De même, le nombre des « chromosomes » de la prophase et de la métaphase est double du nombre diploïdique authentique. La division longitudinale ne se réalise donc pas à la prophase ou à la métaphase, comme cela est admis presque par tous les cytologistes, mais elle est un phénomène proprement télophasique. Les « chromosomes » de la plaque équatoriale ne doivent pas être considérés

comme des chromosomes sur le point de se diviser, mais comme des chromosomes-filles résultant de la division réalisée à l'anaphase précédente.

Plus tard, DEHORNE (1910*c*, 1911) élargissant son interprétation des mitoses somatiques chez les Batraciens et l'*Allium*, croit établir que non seulement il se produit une division des chromosomes télophasiques, mais que même les moitiés longitudinales subissent dès lors une *subdivision*, c'est-à-dire que les moitiés longitudinales, en même temps que leur individualité s'affirme, subiraient, pour leur compte, le début d'une seconde division longitudinale. Il en résulte que la division qui doit s'achever à la métaphase n a été préparée, non à la télophase $n-1$, mais déjà à la télophase $n-2$.

Les chromosomes remontent, à l'anaphase, sous forme de paires d'anses dont chacune représente une moitié longitudinale. Il apparaît alors dans chaque moitié longitudinale, au moment où, de la forme épaisse et contractée, elle passe à la forme allongée, un creusement irrégulier : cela conduit à la séparation des deux « *moitiés secondaires* » qui, étroitement entrelacées, constituent une double spirale filamenteuse. Ce clivage de la télophase $n-2$ persiste pendant toute la période du repos; il se régularise de plus en plus, à la prophase $n-1$, et traverse la métaphase sous la forme d'une fente nette; à l'anaphase, enfin, grâce à l'écartement des moitiés secondaires, qui représentent les chromosomes destinés à la mitose n, il devient la véritable « division » longitudinale. Ces chromosomes, ayant maintenant la valeur de moitiés primaires, se creusent à leur tour. De cette façon se prépare la division qui aura lieu à la mitose $n+1$ et ainsi de suite.

Les principales conclusions que DEHORNE tire de ses recherches sur les mitoses somatiques et qui nous intéressent en particulier, sont :

1) Le *duplicisme constant* des chromosomes. Les chromosomes sont à tout moment constitués de moitiés longitudinales primaires assez indépendantes. Chacune de celles-ci est, à son tour, déjà divisée longitudinalement ou en train de le devenir *(subdivision)*.

2) La métaphase représente un simple partage dicentrique de deux lots de chromosomes-filles isolés depuis longtemps.

3) Presque tous les cytologistes, en faisant la numération des chromosomes d'après les plaques équatoriales, se sont trompés sur la valeur vraie du nombre somatique des chromosomes.

Nous allons voir maintenant que l'on ne peut en aucune façon appliquer ces conclusions à notre objet. Seulement il faut ici préciser. Ce que nous entendons complètement rejeter, c'est l'interprétation que DEHORNE a

proposée pour la *Sabellaria*, la Salamandre et l'*Allium*, concernant la valeur des « chromosomes » de la prophase et de la métaphase. Nous prétendons que ces « chromosomes » sont bien des chromosomes somatiques complets et non pas des moitiés longitudinales. Quand nous aurons établi ce point, nous dirons quelques mots sur la question de savoir si la fente longitudinale des « chromosomes » prophasiques s'est réellement produite dès la télophase précédente [1].

D'abord, même avant d'examiner les figures de métaphase, il est impossible, chez l'*Aphis saliceti*, d'admettre que le nombre des « chromosomes » prophasiques et métaphasiques soit réellement double du nombre normal. En effet, chez le mâle, nous trouvons toujours le nombre impair 5. Si nous voulions donc appliquer ici l'hypothèse de Dehorne, il faudrait dire que le nombre normal (diploïdique) est 2 1/2 — ce qui serait absurde.

Il est vrai que, de ces cinq chromosomes, l'un est l'hétérochromosome. Mais cela, qui pourrait peut-être ailleurs faire difficulté, n'importe pas dans le cas de l'*Aphis saliceti*. Car l'hétérochromosome de l'*Aphis saliceti* est absolument semblable aux autosomes. Dans toutes nos figures de prophase, entre autres, les cinq chromosomes sont d'épaisseur égale. Il faudrait néanmoins, si Dehorne avait raison, considérer quatre d'entre eux comme des moitiés longitudinales, et le cinquième comme un chromosome complet.

En second lieu, d'après Dehorne, les « chromosomes » prophasiques, possédant la valeur de moitiés longitudinales primaires, devraient être toujours disposés par paires. Or, comme nous l'avons déjà signalé dans le chapitre précédent, la comparaison de nombreux noyaux aux différents stades nous a montré très nettement que, chez *Aphis saliceti*, il ne se produit pas régulièrement un groupement, par couples, des chromosomes : ceux-ci, depuis le moment où ils se dégagent du réseau, se montrent indépendants l'un de l'autre et apparaissent, à l'équateur, groupés de façons très diverses. Nous sommes arrivé à la même conclusion en étudiant les autres *Aphididæ* (p. ex. *Aphis rosæ*, *Pemphigus piriformis*; v. aussi Stevens, 1905*a*, 1906*a*), où la différence entre les dimensions des chromosomes des différents types est très frappante et permettrait de déceler l'arrangement par paires, s'il existait réellement.

Il est vrai qu'une disposition, par couples, des chromosomes de même dimension a déjà été retrouvée chez un certain nombre d'objets (Montgo-

(1) En même temps que le présent travail, paraîtra, dans les « Annales de la Société scientifique de Bruxelles », une note de M. le Professeur Grégoire, établissant définitivement, pour les végétaux, la vérité du schéma classique.

MERY, 1904, 1906; STEVENS, 1908*a*, 1910*a* ([1]); DAVIS, 1908; JANSSENS et WILLEMS, 1908; STRASBURGER, 1905; SYKES, 1908; CLEMENS-MÜLLER, 1909); mais certainement cet arrangement des chromosomes ne peut pas être regardé comme un phénomène général (voir aussi BONNET, 1911). Nous n'avons garde d'ailleurs d'en vouloir diminuer l'importance. Nous pensons au contraire, avec plusieurs auteurs, que ce phénomène appuie pour sa part la théorie des chromosomes jumeaux.

En troisième lieu, les figures métaphasiques et anaphasiques sont décisives contre l'interprétation de DEHORNE. Rappelons en effet que, dans les spermatogonies comme dans les blastomères et les cellules d'embryons avancés, nous avons observé les 5 ou les 6 chromosomes, rangés en un *seul plan équatorial*, y paraissant *d'abord indivis*, FIG. 98, puis s'y dissociant en leurs deux moitiés longitudinales, FIG. 11-13. 99-103. Et cela est confirmé par les figures d'anaphase, montrant une parfaite correspondance entre les chromosomes-filles, d'une couronne polaire à l'autre, FIG. 14.

Il est donc évident que les cinq ou les six chromosomes prophasiques sont réellement des chromosomes complets et non des demi-chromosomes.

Enfin, il est inutile d'ajouter que nous ne trouvons, ni au moment de la métaphase ni au début de l'anaphase, aucun indice d'un aspect qui montrerait, dans chaque chromosome, les deux moitiés se dissociant autrement que pour remonter l'une vers un pôle, l'autre vers le pôle opposé. Au contraire, *à tout moment* de la prophase, de la métaphase, de l'anaphase, nous comptons 5 (♂) ou 6 (♀) chromosomes.

En ce qui concerne la valeur des chromosomes prophasiques et métaphasiques, nous devons donc absolument rejeter l'interprétation de DEHORNE, du moins pour notre objet. Nous ne rencontrons même pas le moindre indice qui puisse nous faire douter de la vérité du schéma classique.

Le second point qui nous intéresse ici, dans la description de DEHORNE pour la mitose somatique, concerne le moment d'apparition de la division longitudinale. Cette question est d'ailleurs moins importante pour le mé

([1]) Rappelons à ce propos que, d'après STEVENS, chez les *Muscidæ* et chez le *Culex*, les couples de chromosomes subissent, à la télophase de chaque mitose, une conjugaison et forment un filament continu. C'est le contraire de ce que prétend DEHORNE, admettant que chaque chromosome, à l'anaphase, se dissocie en deux chromosomes qui, ensuite, en entrant au repos, se subdiviseraient. Chez notre objet, nous ne trouvons rien qui puisse rappeler ni les figures et la description de STEVENS ni celles de DEHORNE.

canisme des cinèses somatiques. Elle présente de l'intérêt surtout pour la comparaison de la prophase somatique avec la prophase hétérotypique.

Nous avons vu qu'une fente longitudinale apparait dans les chromosomes au début de la prophase, FIG. 3, 94-96. Elle devient invisible quand les chromosomes se raccourcissent et se mettent au fuseau, FIG. 98. Si, dans cette fente, nous voulons voir une préparation à la division longitudinale, ce qui à notre avis est fort probable, elle est évidemment, d'après ce que nous venons de dire, la même fente qui réapparaîtra à la métaphase pour séparer les chromosomes-filles. A la prophase, elle est donc l'indice d'une dissociation qui va se réaliser à la métaphase de la mitose *actuelle*, et non pas une subdivision qui préparerait le partage des chromosomes seulement pour la mitose qui suivra la mitose actuelle.

En admettant maintenant que la fente du début de la prophase est destinée à persister en réalité pour devenir efficace à la métaphase, peut-on admettre, d'autre part, que son origine remonte jusqu'à la télophase précédente, ainsi que Dehorne l'admet, avec d'autres auteurs? En d'autres termes, faut-il interpréter les aspects que Grégoire (1903, 1906) a décrits sous le nom d'alvéolisation des chromosomes, comme correspondant en réalité à une division longitudinale très précoce de ceux-ci? Nos observations, nous l'avons vu, ne nous permettent pas de répondre *définitivement* à cette question. Insistons toutefois sur ceci, que les chromosomes anaphasiques demeurent, au moins jusqu'à la télophase, parfaitement indivis et que, si réellement l'apparente alvéolisation était une vraie division longitudinale, il faudrait dire que cette division est subie par les chromosomes-filles eux-mêmes et non par des moitiés longitudinales des chromosomes-filles.

Maintenant nous abordons la question de la maturation, au point de vue spécial de l'interprétation de Dehorne (1910*c*, 1910*d*, 1910*f*, 1911).

Cette interprétation est toute particulière. D'abord il n'y aurait ni réduction ni pseudoréduction qui précéderaient le stade des anses pachytènes; celles-ci seraient en nombre diploïdique. D'après l'auteur, ce n'est qu'à la fin de la prophase ou à la métaphase que débute le processus réducteur.

Dehorne, négligeant les autres types de syndèse, s'en prend surtout à la parasyndèse. Il s'exprime très nettement au sujet de ce mode de conjugaison des chromosomes : « La théorie de la conjugaison latérale des chromosomes repose sur une interprétation défectueuse de la véritable division longitudinale dans le noyau des cytes de premier ordre. Cette division

s'opère à la dernière télophase goniale; elle persiste à travers le repos gonial, puis à travers toute la prophase de la première mitose maturative, même dans les anses pachytènes, où les moitiés se rapprochent étroitement, et elle ne s'achève qu'à la métaphase de la seconde mitose. N'ayant pas reconnu l'existence de la division longitudinale dès la dernière télophase goniale, les partisans de la théorie de la conjugaison longitudinale des chromosomes (von Winiwarter, Schreiner, Grégoire, Janssens, Vejdovsky, etc.) *ont pris les moitiés longitudinales déjà formées pour des chromosomes somatiques entiers*. Comme elles persistent à travers la durée du repos et qu'elles se rapprochent à la prophase du premier cyte, par paires, jusqu'à la formation d'anses épaisses, dites pachytènes, ils ont pensé qu'il s'agissait là d'une copulation parallèle des chromosomes homologues. » (Dehorne, 1910*f*, p. 221.) Les anses pachytènes sont donc en nombre normal. Cela entraine une interprétation des stades ultérieurs toute différente de ce qu'on admet assez généralement.

Même dans le petit nombre des objets qu'il a étudiés, Dehorne décrit les phénomènes de plusieurs façons différentes, en ce qui concerne le mécanisme de la première mitose, — ce qui nous semble n'avoir pas été assez souligné par l'auteur.

Dans les spermatocytes de *Sabellaria spinulosa*, les anses pachytènes bipartites, au nombre de 8, nombre rigoureusement égal à celui des chromosomes somatiques, se groupent par paires. Les extrémités entaillées des deux anses courbées formant un couple, arrivent au contact et se soudent temporairement. Il se forme ainsi quatre anneaux qui sont situés dans quatre plans parallèles. La première mitose dissocie chaque anneau en ses deux moitiés constituantes et son rôle se réduit simplement à porter quatre chromosomes clivés (quatre anses pachytènes) à chacun des deux spermatocytes de IIe ordre. La première mitose comporte donc une réduction, mais aucune division chromosomique. La seconde mitose, qui succède rapidement à la première, est une mitose ordinaire; elle dissocie les chromosomes clivés, en leurs deux moitiés et achève ainsi la division longitudinale de la dernière télophase goniale. Les spermatides reçoivent quatre chromosomes.

Dans l'ovogénèse, Dehorne compte aussi autant d'anses pachytènes que de chromosomes somatiques et, d'après lui, chaque anse pachytène ne se dissocie en ses moitiés qu'à la seconde mitose.

Cette description de Dehorne, pour le mécanisme de la première

cinèse chez *Sabellaria*, rappelle celle qui fut donnée par Korschelt (1895) pour l'*Ophryotrocha*.

D'après Korschelt, à la première prophase de maturation, il ne se produit pas de pseudoréduction. Les quatre chromosomes somatiques se divisent longitudinalement et se mettent au fuseau de façon à se grouper en deux paires. A la métaphase, chaque paire est dissociée et ainsi chaque spermatocyte de IIe ordre reçoit deux chromosomes complets. La seconde mitose dissocie les moitiés longitudinales de ces deux chromosomes (1).

Dehorne a d'autre part étudié la spermatogénèse chez l'*Ophryotrocha puerilis*. Le nombre des anses pachytènes bipartites est le même que celui des chromosomes somatiques, 4. Les anses pachytènes sont, de bonne heure, groupées deux à deux. A la première mitose, les deux anses pachytènes bipartites qui font un couple, ne se dissocient pas (comme chez *Sabellaria* ou chez l'*Ophryotrocha* lui-même d'après la description de Korschelt), mais un couple se tourne vers l'un des pôles et passe tout complet dans un spermatocyte de IIe ordre, un autre couple se tourne vers l'autre pôle et passe tout entier dans l'autre spermatocyte de IIe ordre. La division longitudinale, commencée à la dernière télophase goniale, est suspendue pendant toute la Ie mitose, elle s'achève à la IIe. Les anses pachytènes se dissocient en leurs éléments. Les spermatides reçoivent deux chromosomes.

Dehorne ne s'arrête pas sur cette diversité des processus réductionnels qu'il décrit chez le *Sabellaria* et chez l'*Ophryotrocha*, quoique cependant elle doive présenter pour lui une certaine importance, au sujet du mécanisme de la mitose. Lui-même, comparant ses résultats pour la spermatogénèse de l'*Ophryotrocha* avec ceux de Korschelt chez le même objet, dans l'ovogénèse, écrit : « Mon interprétation ne diffère de celle de Korschelt qu'en ce qui concerne le détail du mécanisme de la première mitose. Je tiens à signaler la différence parce que, bien qu'absolument négligeable au point de vue du résultat numérique, elle présente une grande importance quant à la signification de la mitose. Elle se rapporte à la façon dont les deux paires d'anses pachytènes (les chromosomes divisés longitudinalement de Korschelt) se disposent au fuseau et participent à la mitose. D'après mes préparations, une paire passe tout entière dans un spermatocyte de

(1) Comme on le sait, Grégoire et Deton (1906) et A. et K. E. Schreiner (1906), ayant repris l'étude des phénomènes de maturation dans les cellules sexuelles de l'*Ophryotrocha*, ont obtenu, d'une façon concordante, des résultats opposés à la description de Korschelt et d'autre part favorables à la pseudoréduction zygoténique. Le nombre diploïdique, d'après eux, est de 8.

IIe ordre, une autre paire dans l'autre spermatocyte. Pour KORSCHELT, au contraire, chaque paire est dissociée à la première mitose » (1910 f, p. 219).

Notons en passant que ces réflexions touchant la « signification de la mitose », DEHORNE pourrait aussi bien les faire en comparant les différents modes de mécanisme mitotique qu'il aurait trouvés lui-même chez les deux annélides qu'il a étudiés.

En résumé, l'interprétation de DEHORNE pour la maturation comporte : 1) l'absence de pseudoréduction, sauf, pour le *Sabellaria* ♂, à la fin de la prophase; 2) un mécanisme mitotique tout spécial.

En laissant de côté pour le moment la question du mécanisme de la réduction, que nous réservons pour le paragraphe suivant, nous devons dire que l'interprétation de DEHORNE est tout à fait inapplicable à l'*Aphis saliceti* et que les grandes lignes des cinèses de maturation sont, dans notre objet, conformes au schéma hétérohoméotypique de GRÉGOIRE.

D'abord nous avons vu que, chez l'*Aphis saliceti*, le nombre somatique de chromosomes est de 5 (♂) ou de 6 (♀); que, d'autre part, dans la spermatogénèse, au stade qui correspond aux noyaux pachytènes, il y a deux éléments doubles et un simple. Donc, dès ce stade, le nombre est réduit. Est-ce une réduction vraie (dans le sens de BONNEVIE, VEJDOVSKY, VON WINIWARTER et SAINMONT ou dans le sens de MEVES), ou bien est-ce une réduction apparente, dans le sens des pseudoréductionnistes métasyndétistes ou dans le sens des pseudoréductionnistes parasyndétistes, nous aurons à discuter cela dans le chapitre suivant.

D'ailleurs, le fait même qu'à la prophase I se forment deux éléments doubles et un simple indique, — étant donné que, dans l'*Aphis saliceti*, l'hétérochromosome se comporte tout à fait comme les autosomes, — qu'on ne se trouve pas ici devant trois chromosomes somatiques. Enfin, chaque spermatide fertile (les petits spermatocytes de IIe ordre avec deux chromosomes dégénèrent avant de donner les spermatides) reçoit trois chromosomes : ce nombre 3 est donc bien le nombre réduit.

En ce qui concerne maintenant le cours des mitoses, il est ici certainement hétérohoméotypique. Nous avons vu que les deux chromosomes doubles se dissocient au premier fuseau en leurs deux branches, que l'anaphase montre dans la future grande cellule trois chromosomes, et dans la petite deux chromosomes; que les chromosomes se dédoublent dès lors longi-

tudinalement ; qu'à la prophase II, trois chromosomes dédoublés reparaissent on ne peut plus nettement; qu'à la métaphase et à l'anaphase II, dans les grands spermatocytes, ces trois chromosomes se dissocient en leurs deux moitiés; qu'enfin chaque spermatide fertile reçoit trois chromosomes-filles. Toute cette évolution est parfaitement claire dans nos figures. Il est donc évident que l'on ne peut appliquer à l'*Aphis saliceti* l'interprétation que DEHORNE propose pour le *Sabellaria* et l'*Ophryotrocha* et qu'il étend à de nombreux objets (Batraciens, *Zoogonus*, Plantes).

Seulement, dans une des premières communications de DEHORNE à l'Académie des Sciences (1910*c*), nous trouvons une courte remarque, qui nous permet de supposer que DEHORNE admettait pour certains objets, une duplicité masquée des chromosomes, à la prophase et à la métaphase somatiques. Les deux filaments chromatiques provenus de la division, à la télophase précédente, d'un même chromosome, se rapprocheraient à la prophase jusqu'à l'accolement. « En effet, dans les mitoses de l'*Ascaris*, par exemple, les anses ne semblent se cliver qu'à la métaphase, alors que la division longitudinale véritable a été réalisée à la télophase précédente, et a persisté à travers l'état quiescent du noyau » (DEHORNE, 1910*c*, p. 1627). Bien entendu, si un accolement si parfait se produit, les chromosomes, à la fin de la prophase, ne montrent plus, comme dans les autres objets, un nombre double du nombre normal, mais le nombre normal lui-même.

Quoique cette remarque laconique à propos de l'*Ascaris* soit bien un peu surprenante, néanmoins, pour examiner la question plus à fond, nous essaierons de voir si nos résultats chez l'*Aphis saliceti* peuvent s'adapter à ce point de vue.

En admettant que les chromosomes de l'*Aphis saliceti*, comme ceux de l'*Ascaris*, ne posséderaient, à certains moments de la mitose, qu'un duplicisme invisible ou masqué, la théorie de DEHORNE permettrait naturellement de fixer, d'après les plaques équatoriales, le nombre somatique pour l'*Aphis saliceti* à 5 et non pas à 2 1/2, comme l'exigerait l'application de son schéma général. Ce nombre 5 est considéré par nous comme le véritable nombre somatique et sous ce rapport nous serions d'accord avec DEHORNE. Malheureusement, c'est le seul point sur lequel nos résultats ne contredisent pas cette modification de l'interprétation générale de DEHORNE.

De fait, en considérant, chez l'*Aphis saliceti*, comme nombre somatique des chromosomes, le nombre 5, l'interprétation de DEHORNE exige que, à l'anaphase de la dernière cinèse goniale (comme dans chaque cinèse soma-

tique), les cinq chromosomes se divisent longitudinalement en donnant ainsi dix filaments chromatiques nettement individualisés ([1]).

A la prophase I, par le rapprochement deux à deux des filaments chromatiques provenus du même chromosome anaphasique, il devrait se former cinq *anses pachytènes dedoublées* (bipartites). Ces cinq chromosomes dédoublés ne se dissocieraient pas en leurs éléments constituants pendant la première mitose de maturation, mais seraient distribués tout entiers aux deux cellules-filles, en un groupe de 3 et un groupe de 2. Les moitiés constituantes des anses pachytènes devraient alors se séparer seulement à la IIe mitose.

Au lieu de cela, voici ce que nous trouvons. Après la dernière cinèse spermatogoniale, cinq chromosomes simples somatiques entrent dans le noyau qui passe au repos et, à la prophase I de maturation, il se forme deux chromosomes doubles et un chromosome simple. La « fente longitudinale » de ces chromosomes doubles, que nous pouvons suivre jusqu'aux stades précoces de la prophase, où les chromosomes sont encore très longs et sinueux, conduit à la séparation des « moitiés longitudinales » à la mitose I. Le chromosome simple passe alors indivis vers un pôle. A l'anaphase de la mitose I, dans tous les chromosomes, apparait une fente longitudinale pour la mitose II.

L'interprétation de Dehorne pour l'*Ascaris* n'est donc pas non plus applicable à l'*Aphis saliceti*.

B. Mécanisme de la réduction.

Nous avons dit déjà, dans nos publications précédentes (1908, 1909, 1910), que les noyaux de la prophase I, ne montrant le duplicisme que dans deux chromosomes, tandis que le troisième demeure simple, nous paraissaient plaider en faveur d'une copulation parallèle des chromosomes, bien que nous n'ayons pas vu alors de figures décisives montrant le commencement de ce processus d'association. Maintenant que nous nous sommes attaché davantage à l'analyse de ces phénomènes, nous sommes d'autant plus convaincu que c'est la pseudoréduction par zygoténie qui explique le mieux le duplicisme des deux chromosomes diacinétiques.

([1]) Il faut remarquer que, d'aprés le dernier schéma de Dehorne (1911), chacun de ces dix filaments chromatiques doit être à son tour dédoublé par suite de la subdivision.

Rappelons que, dans notre objet, le nombre des éléments chromosomiques, dès le stade correspondant au pachytène, est réduit et qu'aucun repliement ne se produit au cours de leur évolution ultérieure vers les chromosomes définitifs. La première mitose sépare les moitiés des éléments doubles et laisse indivis l'élément simple. Il est pour nous évident que l'élément simple, qui passe indivis en un pôle, possède la valeur d'un chromosome entier; la question de la réduction se restreint donc au point de savoir quelle est la valeur des autres éléments qui sont distribués par la première mitose, c'est-à-dire de savoir si les trois éléments qui sont reçus par le plus grand spermatocyte ont tous la même valeur.

Les moitiés des chromosomes doubles diacinétiques, à leur tour, n'étant pas autre chose que des moitiés des anses pachytènes, il faut donc connaître l'origine de celles-ci.

Comme nous l'avons dit, les figures de la prophase montrent que les anses pachytènes [1] sont composées de deux filaments minces associés et que ceux-ci restent distincts pour devenir les branches de chaque anse strepsitène et diacinétique. Il en résulte que la question de la réduction revient en dernière analyse à nous demander quelle est la valeur de ces filaments minces appariés qui constituent les anses pachytènes. Sont-ce des chromosomes? Dans ce cas, nous aurions une pseudoréduction parasyndétique ou zygoténique (Grégoire, Berghs, Schreiner, etc.). Sont-ce au contraire des moitiés longitudinales? Dans ce cas, nous aurions à choisir entre l'interprétation de Meves et celle toute récente de Hæcker (métasyndèse euméiotique, 1910).

Disons, avant tout, que cette dernière hypothèse ne trouve pas d'appui dans notre objet, puisque nous n'y voyons pas les fentes transversales régulières qui, d'après Hæcker, devraient trahir la métasyndèse. Il nous paraît même que l'interprétation de Hæcker serait difficilement conciliable avec la présence, dans l'*Aphis saliceti*, de deux chromosomes doubles et d'un simple.

Nous avions espéré, étant donné le petit nombre des chromosomes, dans l'*Aphis saliceti*, trouver des figures claires des stades décisifs, c'est-à-dire du début de la prophase, avant le stade pachytène. Mais notre espoir a été déçu. Les figures sont fort difficiles à débrouiller.

---

[1] Quand nous disons *anses pachytènes*, nous voulons signifier les anses que nous observons au stade où, ailleurs, on trouve de vraies anses pachytènes.

Sans même parler de l'impossibilité de compter les filaments « leptotènes », les nombreuses anastomoses qui réunissent encore réciproquement les filaments élémentaires, brouillent la figure et voilent le trajet de chaque filament. A cela se joint aussi une assez considérable longueur des filaments, qui souvent ne permet pas de les suivre d'un bout à l'autre.

Malgré cette difficulté, nous pensons cependant qu'en tenant compte surtout des stades ultérieurs, la zygoténie est ici l'interprétation la plus simple et la plus logique, et nous admettons que, des trois éléments qui se forment à la prophase I, les deux doubles sont formés par l'union deux à deux, à l'état de filaments minces, de quatre chromosomes spermatogoniaux, tandis que le troisième simple est univalent par suite de l'absence d'un partenaire correspondant (1).

Cette conclusion ressortira mieux de l'examen que nous allons faire de l'interprétation de MEVES, qui demeure actuellement l'adversaire le plus décidé de toute conjugaison.

MEVES (1907), on le sait, rejette énergiquement la théorie de l'individualité des chromosomes et, partant, toutes les hypothèses sur la copulation des chromosomes. Il affirme que rien de spécial ne distingue les divisions somatiques des cinèses de maturation. Tous les aspects qui ont été interprétés par les cytologistes modernes comme une copulation parallèle de filaments chromatiques ne représentent rien autre chose qu'une division longitudinale précoce (2). Chaque élément double est un chromosome clivé longitudinalement, de même que chaque chromosome somatique qui est en train de se diviser dans une mitose ordinaire. D'après MEVES, la réduction du nombre des chromosomes à la première prophase de maturation résulte simplement du fait que le spirème du noyau, ayant la même valeur qu'un spirème somatique, au lieu de se couper en un nombre normal de chromosomes, se coupe en un nombre égal à la moitié du nombre normal. « Von diesem Standpunkt aus besitzt aber die Herabsetzung der Chromosomen*zahl*, wie RÜCKERT bereits (94, S. 530) bemerkt hat, überhaupt nur untergeordnete Bedeutung. Sie kommt dadurch zu Stande, dass die vorhandene

(1) Il est intéressant de rappeler que MONTGOMERY, l'un des fondateurs de l'interprétation métasyndétiste, était arrivé, dans son dernier travail (1911), après une étude nouvelle et bien plus détaillée de l'*Euschistus*, à admettre, pour cette forme, la parasyndèse pseudoméiotique de GRÉGOIRE.

(2) GOLDSCHMIDT déjà, en 1906, exprima l'opinion que les figures interprétées comme une copulation parallèle peuvent s'expliquer simplement comme une formation de chromosomes qui, dès le début de leur différenciation, se trouvent dédoublés par une division longitudinale.

Chromatinmasse sich im Beginn der ersten Reifungsteilung in der halben Anzahl von » taktischen Verbänden « Chromosomen zusammenfindet. Dies ist eine Tatsache, die als solche hingenommen werden muss. Eine besondere Erklärung dafür lässt sich nicht geben. Für den Fall, dass ein kontinuierlicher Spiremfaden gebildet wird, kann man mit Brauer annehmen, dass dieser Faden durch Querteilung in nur halb so viel Segmente zerlegt wird wie bei der Mitose einer Somazelle » (Meves 1907, p. 465). Chaque élément subit aussitôt une division longitudinale, qui est même déjà préformée dans le spirème. Aucune des deux cinèses de maturation ne dissocie des chromosomes entiers, mais toutes les deux séparent des moitiés longitudinales authentiques. La différence entre la prophase somatique et la prophase de maturation se réduit seulement à ce que la masse chromatique, dans le premier cas, s'organise en un nombre normal de chromosomes et, dans le second, en un nombre deux fois plus petit.

En ce qui concerne la réduction de la quantité de chromatine, elle s'accomplit par les deux divisions de maturation. Ces deux divisions se succèdent rapidement et sans un vrai stade de repos, si bien que les noyaux n'ont pas le temps de compléter leur quantité de chromatine [1].

Dans sa publication toute récente, Meves (1911) dit qu'il s'en tient encore à son ancienne conception (1907) de la réduction, c'est-à-dire à une conception indépendante de la théorie de l'individualité des chromosomes et semblable à celle de O. Hertwig (1890) et Brauer (1893). Et quoique Meves avoue maintenant qu'on ne peut pas nier la possibilité de considérer le duplicisme présenté par les chromosomes au début de la division hétérotypique, comme n'étant pas homologue de la fente longitudinale des chromosomes somatiques et comme indiquant, au contraire, la présence de deux chromosomes copulés, néanmoins il reste sceptique à l'égard d'une telle interprétation. » Ich gebe sogar zu, dass dies eine interessante Deutung ist, möchte aber daran festhalten, dass es sich eben um weiter nichts als um eine Deutung handelt «. Un peu plus loin, finissant son mémoire et sa discussion sur l'hypothèse de l'individualité et de la copulation des chromosomes, il écrit : » Die Geschlechtszellen bezw. ihre Kerne haben nach meiner Vorstellung (1907) die besondere Eigenschaft ererbt beim Eintritt in die

[1] Duesberg (1908, 1909) se range entièrement à la manière de voir de Meves et croit en avoir trouvé une confirmation dans ses propres études.

Wachstumsperiode nur die halbe Zahl von Chromosomen auszubilden » (MEVES, 1911, p. 296).

Dans les objets *où le nombre des chromosomes somatiques est pair*, nous trouvons, à la première prophase de maturation, les chromosomes en nombre réduit et *tous* doubles. C'est justement le fait pour l'explication duquel ont été proposées et l'hypothèse de la copulation parallèle et l'interprétation de MEVES. Si on ne compare que ces deux opinions, si différentes qu'elles soient en ce qui concerne la signification de la fente qui sépare les « moitiés longitudinales » des chromosomes prophasiques, néanmoins, touchant le point sur lequel elles se basent, elles ne peuvent rien alléguer l'une contre l'autre.

Il y a, outre cela, un autre point où ces deux façons de voir sont d'accord. En effet, MEVES admet actuellement pour certains objets, au début de la première prophase, au moment où les chromosomes se dégagent du réseau, la possibilité de l'apparition de moitiés longitudinales sœurs tout à fait isolées l'une de l'autre. Le duplicisme des éléments chromosomiques, en ce cas, proviendrait donc (v. GRÉGOIRE, 1910) d'un accolement de filaments préalablement distincts et non pas d'une division précoce d'éléments rubanés chromosomiques plus épais, comme MEVES croit l'avoir établi et le maintient encore pour la Salamandre. « Ich habe nun in meiner Bienenarbeit im Anschluss an FLEMMING behauptet, dass die Dualität der Fäden auch bei den Spermatocyten des Salamanders anfänglich nur eine anscheinende sei. Damit möchte ich aber durchaus nicht in Abrede genommen haben, dass die Schwesterfäden in den Spermatocyten anderer Tiere (ausnahmsweise vielleicht auch in denen des Salamanders) völlig von einander getrennt angelegt werden, so dass von vornherein wirkliche Fädenpaare vorhanden sind » (MEVES, 1908, p. 618).

Dans la spermatogénèse de notre objet, *Aphis saliceti*, où, contrairement aux objets dont nous venons de parler, *le nombre normal des chromosomes est impair* (5), l'hypothèse de la conjugaison parallèle, d'une part, et l'interprétation de MEVES, d'autre part, exigent *a priori* que l'on retrouve, dans les cellules, des aspects fort différents et par conséquent, même dans les stades qui, en cas de nombre somatique pair, comportent une certaine coïncidence entre les deux interprétations, nous devrions, en présence d'un nombre impair, observer des divergences. En effet, l'hypothèse de la parasyndèse demande que les cinq chromosomes spermatogoniaux qui entrent au repos après la dernière cinèse goniale et qui sont, chez *Aphis saliceti*, pres-

que de même taille, donnent, dans le noyau cytaire, deux chromosomes doubles et un chromosome simple. Au contraire, l'interprétation de Meves, qui nie l'individualité des chromosomes et leur conjugaison et affirme que le duplicisme au stade de la première mitose de maturation est homologue de la division somatique, exige qu'à la première prophase de maturation, les éléments chromosomiques qui apparaissent en nombre réduit, soient *tous* divisés longitudinalement, qu'ils se comportent également *tous* comme dans n'importe quelle division somatique. De plus, si nous comprenons bien la portée des conceptions de Meves, nous ne voyons aucune raison d'admettre que la masse chromosomique puisse s'organiser de telle manière que 4/5 de la quantité totale forment deux chromosomes deux fois plus grands qu'un troisième qui, lui, recevrait seulement 1/5 de toute la chromatine du noyau. Si nous exprimions par le chiffre 15 toute la masse chromosomique du noyau spermatogonial; si en outre, nous tenons compte du fait que tous les cinq chromosomes chez *Aphis saliceti* sont presque de la même taille, nous pourrions dire que chaque chromosome spermatogonial vaut 15 : 5, c'est-à-dire 3. Les trois chromosomes qui apparaissent à la première prophase de maturation, au lieu des cinq de la dernière télophase goniale, doivent, d'après l'hypothèse de la conjugaison, présenter la formule suivante : $\widetilde{3+3} + \widetilde{3+3} + 3 = 15$. Au contraire, la formule la plus simple et la plus vraisemblable pour Meves devrait être, pensons-nous : $5 + 5 + 5 = 15$.

Voyons maintenant comment ces deux interprétations supportent l'épreuve et répondent aux exigences théoriques. Les FIG. **35-59** nous montrent qu'en réalité, comme le prévoit l'hypothèse de la copulation, la prophase I comporte deux chromosomes doubles et un simple [1], ce dernier ne se divisant pas à la métaphase I, mais passant tout entier à un pôle prédestiné. — Il en résulte que, sous ce rapport, l'hypothèse de l'individualité et de la copulation des chromosomes s'accorde bien avec les faits, tandis que la conception de Meves se montre impuissante à les expliquer.

Mais peut-être Meves nous dira-t-il que, pour lui, c'est une simple propriété héréditaire des cellules sexuelles mâles que la masse chromoso-

---

[1] Il est vrai que Morgan (1909 *b*) dessine, chez *Aphis salicola*, dans les noyaux spermatogoniaux, cinq chromosomes presque de même dimension (fig. XX, A-C) et trouve à la diacinèse trois chromosomes indivis, aussi à peu près de même taille : « Three nearly equal chromosomes » (fig. XX, D-F). Mais nous ne croyons pas que les recherches de Morgan, sous ce rapport, soient assez précises pour contredire nos figures si claires. D'ailleurs, Morgan admet une pseudoréduction.

mique du noyau, dans la période d'accroissement, au lieu de s'organiser en cinq chromosomes de même volume ($3 + 3 + 3 + 3 + 3 = 15$), s'organise en trois chromosomes, dont deux, égaux entre eux, contiennent ensemble quatre fois plus de chromatine que le troisième ($6 + 6 + 3 = 15$). — Notons d'abord qu'une telle distribution de la masse chromosomique, se produisant à la prophase, forcerait, à notre avis, à admettre que cette masse demeure — pendant la période d'accroissement — réellement *composée de cinq unités*, mais nous n'insistons pas sur ce point. C'est autre chose que nous voulons faire remarquer. Si la prophase et la métaphase de la première mitose de maturation, d'après Meves, sont homologues des mêmes stades dans les cellules somatiques, si les chromosomes en nombre réduit doivent se comporter comme les chromosomes somatiques en nombre normal, si le duplicisme des éléments chromosomiques à la première prophase doit être considéré comme une fente précoce homologue de celle qu'on trouve dans les prophases somatiques, quand les chromosomes se dégagent du réseau, si tout cela est vrai, pourquoi un des trois chromosomes, dans notre objet, ne montre-t-il pas, à la première prophase de maturation, une fente longitudinale qui présenterait *le même aspect* que celle des deux autres chromosomes et pourquoi, à la métaphase qui suit, reste-t-il indivis? L'interprétation de Meves échoue en ce point parce que, en toute hypothèse, Meves doit accorder à ce petit chromosome la valeur d'*un* chromosome somatique qui se forme, aux dépens du réseau, après le stade du repos. Au contraire, si nous admettons l'hypothèse de la parasyndèse pseudoréductionnelle avec hétérohoméotypie (Grégoire), c'est-à-dire que la première cinèse de maturation est une division où des chromosomes entiers se distribuent aux spermatocytes de IIe ordre, la seconde division étant une simple division équationnelle qui dissocie les moitiés longitudinales des chromosomes, tout se trouve en harmonie complète.

Ajoutons que, même si on admettait une zygoténie euméiotique ou une métasyndèse, on pourrait expliquer le fait qu'une fente longitudinale n'apparait que dans deux chromosomes, en disant, pour le premier cas, que cela est dû à la double quantité de masse chromatique que contiennent ces éléments, et pour le second cas, à une influence réciproque des éléments conjugués l'un sur l'autre, influence qui naturellement ferait défaut dans l'élément simple.

C. Hétérochromosome.

Comme on le sait, la propriété la plus caractéristique de l'hétérochromosome impair (monosome) est de demeurer indivis, dans une des cinèses de maturation. L'élément que nous avons appelé, dans notre description, l'hétérochromosome, répond bien à cette conception, parce que, comme nous l'avons vu, il reste indivis pendant la première mitose.

Mais, outre cette particularité dans la cinèse maturative, il y a généralement encore d'autres singularités par lesquelles le monosome se distingue.

On décrit toujours l'hétérochromosome (le monosome) comme un élément qui ne subit pas la même évolution que les autres chromosomes, pendant la période d'accroissement.

On pourrait toujours l'y reconnaître sous la forme d'un corps plus ou moins compact, intensément coloré, rond ou allongé, quelquefois bipartite, comme p. ex. dans *Stenobothrus* et *Melanoplus* d'après Davis (1908). — Même, d'après certaines descriptions, l'hétérochromosome se comporte différemment des autres chromosomes, non seulement pendant la période d'accroissement, mais aussi dès avant cette phase, dans les spermatogonies (p. ex. Sutton, 1902; Otte, 1907; Davis, 1908; Brunelli, 1909, 1910; Gutherz, 1909) ou bien encore après la première mitose de maturation, pendant l'intercinèse (p. ex. Gérard, 1909; Brunelli, 1909) et dans les spermatides.

Comme cette question est importante, non seulement au point de vue du problème actuel, mais aussi à un point de vue plus général, nous avons voulu, une fois de plus, en faire l'étude dans nos préparations. Cet examen nouveau n'a pas changé notre avis, que, chez l'*Aphis saliceti*, l'hétérochromosome se comporte comme les autres chromosomes, excepté naturellement dans les phénomènes qui sont liés au fait de son univalence.

Nous persistons à penser que le corpuscule rond que nous trouvons dans les noyaux de la prophase d'accroissement, et que nous avons appelé simplement un nucléole, ne peut pas être considéré comme un « chromosome-nucleolus », c'est-à-dire comme l'hétérochromosome en état passif. En effet, nous trouvons encore ce nucléole, comme le montrent les fig. **35, 36, 39**, à un stade de la prophase I de maturation, où déjà les trois chromosomes sont nettement différenciés; et nous sommes disposé à conclure qu'il représente une formation homologue du nucléole des cellules somatiques. En colorant par le procédé safranine-vert lumière, nous voyons qu'au fur et à mesure que les chromosomes se forment, ce nucléole prend

une coloration plus plasmatique. Si nous admettions qu'à la prophase, le nucléole cède de sa substance colorable (la chromatine) aux chromosomes, nous devrions dire que ceux-ci en profitent *tous*, ainsi qu'à la prophase spermatogoniale (FIG. 3-5). De même, la comparaison des FIG. **27**, **28** et **35**, **36**, prises dans une même coupe, nous montre nettement que, pendant la formation des chromosomes, le nucléole diminue de volume.

On voit que, d'après nos observations, la nature morphologique de l'hétérochromosome chez l'*Aphis saliceti* ne diffère pas de celle des autres chromosomes (des autosomes) et elle n'apporte ainsi aucun appui à l'affirmation de certains cytologistes qui voient dans l'hétérochromosome un chromosome tout spécial différent de tous les autres par sa fonction trophique (GOLDSCHMIDT, 1905, 1910; BUCHNER, 1909) ou par son état de dégénérescence (PAULMIER, 1899; MONTGOMERY, 1901; GROSS, 1906; WASSILIEFF, 1907; HÆCKER, 1907, 1911).

En disant que l'hétérochromosome, par son état physique et microchimique, ressemble aux autres chromosomes, nous ne voulons naturellement pas exclure l'idée qu'il peut être porteur de qualités tout à fait spécifiques, non représentées dans les quatre autres chromosomes, qui se correspondent physiologiquement deux par deux.

Chez l'*Aphis saliceti*, une même femelle parthénogénétique donne naissance aux embryons mâles et aux embryons femelles (les derniers sont plus nombreux). La question de savoir par quel procédé une partie des œufs perd un de ces six chromosomes, n'est pas encore élucidée. La supposition est bien plausible que ce chromosome est éliminé du noyau de l'œuf mâle (nous voulons dire l'œuf dont naît un mâle), avec le globule polaire, pendant la maturation. Cette hypothèse a été émise déjà en 1908 par MORGAN, pour les *Phylloxera*, et par nous (VON BAEHR, 1908), pour les Aphides ; mais jusqu'à présent, nous n'en avons pas de vraie preuve cytologique. Nous avons trouvé un œuf, arrivé à la fin de la prophase, dans lequel le nombre de chromosomes était seulement de 5 au lieu de 6, comme nous l'avons généralement observé. - Aus einem einzigen Falle möchte ich aber nicht schon irgend einen Schluss ziehen - (1908, p. 516).

MORGAN (1909) a décrit, pour les œufs mâles de *Phylloxera caryaecaulis*, une élimination de deux chromosomes, pendant la division de maturation. Il admet que les œufs de cette forme montrent, selon le sexe qu'ils donnent, deux différents modes de copulation, deux par deux, pour les

quatre chromosomes spéciaux. Les œufs mâles recevraient ces derniers dans l'état spécial de copulation qui est caractéristique pour le sexe féminin; seulement cette copulation se déferait et, par un changement de partenaires, il se réaliserait une copulation nouvelle, amenant un autre groupement, deux par deux, des quatre chromosomes spéciaux. Pendant la division de maturation dans les œufs femelles, les chromosomes couplés (bivalents) se divisent équationnellement comme tous les autres; chez les œufs mâles, les deux couples (les deux chromosomes bivalents) subissent une division réductionnelle. Nous avons déjà (1910) eu l'occasion de dire que cette description n'est pas du tout démontrée par les figures de l'auteur. Elle est d'autant moins établie que, théoriquement, d'autres façons d'élimination chromosomique pendant la maturation peuvent exister, ainsi que nous l'avons expliqué en détail, pour notre objet, dans nos travaux de 1909 et 1910. De plus, nous avons émis l'avis qu'il est possible que le nombre réduit soit établi, dans les œufs mâles, dès avant les cinèses de maturation et que de cette circonstance pourrait dépendre la formation, chez les Phylloxères, d'œufs mâles plus petits que les œufs femelles.

Nous trouvons aussi très peu apte à établir une conclusion définitive la seule figure de l'*Aphis oenotherae*, que STEVENS reproduit dans sa publication de 1910*c* : d'après l'auteur, cette figure montrerait une plaque équatoriale de maturation d'un œuf mâle, et le grand chromosome vacuolisé, qui s'y trouve associé à huit autres chromosomes simples, représenterait deux chromosomes conjugués.

D. A propos de l'individualité des chromosomes.

Cela nous entraînerait trop loin et dépasserait le cadre restreint que nous nous sommes tracé pour ce mémoire, si nous voulions discuter tous les arguments que MEVES élève contre la théorie de l'individualité des chromosomes et celle de leur copulation, en s'appuyant aussi sur les opinions de O. HERTWIG, FICK, GOLDSCHMIDT, v. TELLYESNICZKY, DELLA VALLE et autres. Nous toucherons seulement un point qui a une relation plus proche avec notre sujet.

En 1907, MEVES s'est prononcé très catégoriquement contre les données de tous les cytologistes qui affirmaient l'existence, dans les spermatogonies, de deux séries équivalentes de chromosomes, et il ajoute : « Dass die

Chromosomen derselben Teilungsfigur oft erhebliche Grössendifferenzen zeigen ist längst bekannt und speziell für Hodenzellen z. B. von Henking (91, S. 693 und 595-696) und mir selbst (96, S. 39) angemerkt worden. Aber Chromosomen*paare* in den Spermatogonien zu unterscheiden, habe ich auch neuerdings bei den früher von mir untersuchten Objecten trotz aufrichtigen Bemühens nicht fertig gebracht » (Meves, 1907, p. 451).

Maintenant, dans une publication toute récente, Meves (1911) affirme que, ayant repris de nouveau l'étude de cette question sur de nouvelles préparations (plus épaisses) de la Salamandre, il a obtenu, dans les cellules spermatogoniales, des résultats qui ne confirment certes pas tout à fait ceux de Montgomery, de Sutton et de beaucoup d'autres cytologistes ([1]), mais néanmoins ne sont pas assez décisifs pour exclure la possibilité de l'existence, dans cet objet, de paires de chromosomes de dimensions égales. « Die Zahlen, welche ich selbst für die Chromosomenlängen in den Spermatogonien des Salamanders erhalten habe, erlauben mir nun zwar nicht diese Angaben (celles de Montgomery, Sutton et d'autres) zu bestätigen. Die Differenzen zwischen den Chromosomen I und II, III und IV, V und VI usw. bis XXIII und XXIV, sind aber andererseits meistens zu gering, die Fehler, die den Zahlen anhaften könnten, zu gross, als dass ich das Vorhandensein von Chromosomen*paaren* bei diesem Objekt bestimmt als ausgeschlossen bezeichnen könnte » (Meves, 1911, p. 276). L'opposition de Meves, sous ce rapport, à la théorie de l'individualité des chromosomes, ne se fonde plus principalement que sur le fait suivant : il croit avoir établi avec certitude que, dans les cinèses somatiques successives de la Salamandre, les relations de taille entre les divers chromosomes ne se maintiennent pas constantes. « Die Chromosomenforschung der letzten Zeit steht bekanntlich fast völlig unter der Herrschaft der Rabl-Boveri'schen Individualitätstheorie. — Wir haben nun ein Argument gegen die Richtigkeit dieser Lehre in der Tatsache gefunden, dass die Chromosomengrösse in den somatischen Zellen des Salamanders, wie ich in Uebereinstimmung mit C. Rabl (1906) und Della Valle (1909) habe konstatieren können, eine bestimmte Gesetzmässigkeit nicht zeigt. C. Rabl (S. 72) meint allerdings, es könnte dies daher kommen, das die Chromosomen « im Laufe der Entwicklung eine Veränderung erfahren haben ». Sie könnten eine

([1]) Ici, pensons-nous, il faut surtout se rappeler les recherches de Wilson, Stevens, Mc Clung, Schreiner, Boring, Davis, Morill, Strasburger, Miyake.

» individuell verschiedene Assimilationsfähigkeit » besitzen, auf Grund deren » die einen mehr, die anderen weniger gewachsen, die einen länger, die anderen kürzer geworden » sind. Man müsste aber doch wohl verlangen dürfen, wenn die Individualitätshypothese Geltung haben sollte, dass bei einer und derselben Zellart, vor allen aber den Epithelzellen eines und desselben Kiemenblattes (s. oben) eine stärkere Uebereinstimmung in den Abstufungen der Chromosomengrössen vorhanden wäre, als wie sie, sich hat feststellen lassen » (Meves, 1911, p. 285).

Nous ne trouvons pas que ces résultats négatifs de Meves, dans les cellules somatiques de la Salamandre, puissent être considérés comme arguments très graves contre la théorie de l'individualité, si on accepte, comme nous le faisons, cette conception, rappelée par Meves lui-même, que des différences individuelles peuvent se présenter, au point de vue des processus d'assimilation, entre les chromosomes, et si on tient compte des difficultés techniques qui se rencontrent ici, comme Meves l'avoue lui-même.

Il nous semble même que les raisons que Rabl mentionne expliquent, mieux que la thèse générale de Meves, que l'on puisse constater, dans les cellules somatiques, une certaine inconstance dans l'échelle des dimensions relatives des chromosomes. En effet, d'après la thèse générale de Meves, il faudrait dire que, dans la constance des dimensions des chromosomes, là où elle se manifeste, on doit voir, comme dans la constance du nombre, une propriété héréditaire de la substance des chromosomes. » Ich möchte mich daher meinerseits bis auf weiteres dabei bescheiden, die Tatsache, dass bei der Zellteilung Chromosomen von konstanter Zahl und vielfach auch konstantem Volumen auftreten als eine ererbte Eigenschaft der Chromosomensubstanz zu bezeichnen » (Meves, 1911, p. 296). Or, comme nous l'avons vu, Meves, dans son dernier travail, fait une concession et est prêt à admettre, d'après ses propres préparations, même pour la Salamandre, l'existence de couples chromosomiques dans les spermatogonies (ce qui dépendrait directement d'une propriété spéciale de la substance chromosomique fixée par l'hérédité). Si Meves trouve inadmissible, au point de vue de la théorie de l'individualité, qu'au cours du développement, les relations entre les dimensions des chromosomes changent en un certain degré, d'autre part nous ne comprenons pas bien comment il concilie ces variations avec sa thèse générale. Si la constance des *dimensions* des chromosomes, qui se manifeste dans les divisions spermatogoniales de la Salamandre, est,

au même titre que la constance du *nombre*, un phénomène fixé et approprié à la nature de la substance chromosomique des noyaux, il semblerait nécessaire qu'elle se transmît, à travers les divisions, aux différentes générations des cellules somatiques et que, dans les cellules voisines d'un même tissu (p. ex. dans les cellules épithéliales que MEVES a examinées), les chromosomes ne présentassent point de différences sous ce rapport. La constance du nombre des chromosomes apparaît dans toutes les cellules somatiques normales, avec une régularité mathématique, et nous pensons que MEVES, qui met ce phénomène en parallèle avec la constance des dimensions relatives, devrait aussi supposer la même régularité pour ce dernier phénomène. — La théorie de l'individualité avec la notion d'une diversité physiologique des chromosomes (BOVERI) ne s'oppose pas à l'apparition, au cours du développement, de certains changements individuels dans les relations des dimensions chromosomiques. Naturellement, si ces changements étaient, en réalité, très considérables, ils soulèveraient une difficulté assez importante à notre point de vue.

En ce qui concerne nos propres recherches dans cette direction, nous avons trouvé, chez *Pemphigus piriformis*, où les différences de taille entre les chromosomes d'une même plaque équatoriale sont très frappantes, des couples d'un même type, dans des cellules appartenant à des générations très éloignées l'une de l'autre : dans les oocytes et les œufs parthénogénétiques, dans les cellules de segmentation et dans les cellules somatiques des embryons plus ou moins développés. La forme et le volume absolu peuvent changer, mais les relations entre les volumes restent essentiellement les mêmes. En 1908, nous avons écrit : „ *Pemphigus piriformis* endlich kann, was die Klarheit in bezug auf das Auftreten verschiedener Grössenkategorien unter den Chromosomen anlangt, wohl als ein hervorragend günstiges Objekt gelten. Das konstante Vorkommen von vier besonders grossen, zwei mittleren und verschiedenen Stufen von kleinen Chromosomen sowohl in den jüngeren und älteren Oocyten, in der Aequatorialplatte der Reifungsspindel und der Furchungskerne, als auch in somatischen Zellen schon ziemlich weit entwickelter Embryonen schliesst den Gedanken an Zufälligkeit vollkommen aus. Beim Vergleich der Chromosomen von verschiedenen Zellgenerationen zeigt sich, dass die Gestalt und absolute Grösse sich wohl ändern kann, die Grössenverhältnisse aber im wesentlichen dieselben bleiben. Es finden sich dieselben Grössentypen immer wieder. Diese Tatsachen machen es auch für unsre Objekte höchst

wahrscheinlich, dass jedem mütterlichen, vom Ei kommenden, Chromosome ein morphologisch gleiches, vom Spermium kommendes, väterliches entspricht « (von Baehr, 1908, p. 511).

Il est très difficile et presque impossible, même sur les meilleures préparations, d'identifier partout et de dessiner correctement toutes les petites paires de chromosomes, mais, à notre avis, ce n'est pas même nécessaire et il suffit de pouvoir poursuivre, dans les différentes générations de cellules, les plus grands couples qui frappent nettement la vue. Les fig. 109-111 nous donnent une idée assez claire de ces relations et nous pouvons encore ajouter qu'à l'observation microscopique, on discerne même plus nettement les différents types des chromosomes.

En tous cas, le scepticisme de Meves, qui s'est transmis à plusieurs cytologistes, n'est pas, à notre avis, justifié jusqu'à présent.

A la fin de ce mémoire qu'il nous soit permis d'exprimer toute notre reconnaissance et nos remerciements sincères à M. le Professeur Grégoire, pour l'amabilité de son accueil, pour le vif intérêt qu'il a montré à nos recherches et les très précieux conseils dont il n'a cessé de nous assister.

APPENDICE.

Sur la dernière publication de J. Gross.

Pendant que ce mémoire était à l'impression, a paru un travail de Gross (1912) sur les hétérochromosomes et la détermination du sexe chez les insectes. D'une part, l'auteur s'efforce de démontrer que les bases cytologiques sur lesquelles sont établies les hypothèses de Wilson et de ses partisans sont fausses; d'autre part, s'appuyant surtout sur ses propres recherches, il se croit autorisé, même dans les cas où il admet la rectitude des observations faites par les autres auteurs, à corriger les interprétations que ceux-ci donnent des faits établis. A la fin, il propose plusieurs hypothèses qui, à son avis, peuvent mieux expliquer la présence et les allures caractéristiques des hétérochromosomes, chez les insectes.

L'idée d'une relation entre le dimorphisme des spermatozoïdes et celui du sexe, admise premièrement par Mc Clung (1902*a*) et étayée solidement en 1905-1906, par les travaux de Stevens et de Wilson, — démontrant que, dans les deux sexes, les noyaux somatiques possèdent des complexes différents de chromosomes, répondant aux différentes constitutions nucléaires des deux classes de spermatozoïdes, — cette idée, disons-nous, nous paraît à présent se fonder sur un grand nombre de faits bien établis. Aussi une négation arbitraire de tout cela par Gross, généralisant l'interprétation qu'il déduit de ses recherches encore peu étendues, nous rend difficile même de trouver un terrain pour la discussion. Ce qui nous force pourtant à écrire quelques pages au sujet de cette publication, c'est que, comme l'affirme l'auteur, le but de son travail est de donner aux personnes qui n'ont pas l'occasion de faire des recherches personnelles sur les hétérochromosomes et ne sont pas au courant de la question, une idée complète et libre de préjugés sur la valeur des bases cytologiques mises en relation avec le problème moderne du sexe. Nous nous bornerons seulement aux points qui nous touchent particulièrement.

La manière dont Gross discute les recherches sur les Aphides et aussi celles qui concernent les *Phylloxera* est assez caractéristique. Il commence par souligner leur importance pour la question et avoue avoir trouvé très intéressant de suivre leur histoire. Or, en lisant l'histoire de la littérature

sur les Aphides ([1]), nous sommes surpris de voir que Gross, après avoir rappelé les résultats négatifs, au point de vue actuel, des travaux de Stevens (1905*a*, 1906*a*) et Tannreuther (1907), passe immédiatement au mémoire de Stevens de 1909, et, entre autres choses, écrit : « Von einer Species (Harpswell willow aphid) hat Stevens (1909*a*) auch Spermatogonien und somatische Zellen männlicher Embryonen untersucht und stets 5 Chromosomen gefunden. Diese ungerade Zahl ist aber nach Analogie der Phylloxeriden leicht durch Verschmelzung zweier Chromosomen zu erklären » (Gross, 1912, p. 128). Cependant, dans le travail cité de 1909, Stevens avoue que, jamais, chez aucune espèce, elle n'a pu compter le nombre des chromosomes, ni dans les cellules somatiques, ni dans les métaphases de divisions spermatogoniales, et que seulement chez « Harpswell willow aphid », dans deux cas de prophase spermatogoniale, elle a constaté le nombre impair 5. « Figs. 33 and 34 are prophases of spermatogonial mitoses from a male embryo. Only five chromosomes could be counted. It was impossible to determine the number in metaphases in the same embryo » (Stevens, 1909*b*, p. 118). « With the exception of those cited for the Harpswell willow aphid (Figs. 33 and 34), I am unable to find any spermatogonia or male somatic cells in my aphid material, where the number of chromosomes can be satisfactorily counted » (Stevens, 1909*b*, p. 120).

Mais, de plus, Gross semble ignorer que, déjà en 1908, avait paru notre première publication sur les *Aphididae*, où, en fournissant les dessins nécessaires, nous avons donné une description de la spermatogénèse chez l'*Aphis saliceti;* nous y avons constaté, dans les spermatogonies et dans les cellules somatiques des embryons mâles, toujours cinq chromosomes et, dans les cellules somatiques femelles et dans les œufs parthénogénétiques dont proviennent les femelles, le nombre de chromosomes 6 (voir aussi la note de la page 391 de ce mémoire) ([2]).

([1]) Nous laissons à Morgan le soin de dire son avis sur l'interprétation de Gross pour les *Phylloxera*.

([2]) Il est très naturel qu'une publication échappe, même à un auteur bien attentif, mais nous sommes un peu étonné que cela soit arrivé à Gross qui affirme avoir suivi toujours précisément la littérature sur les hétérochromosomes chez les insectes et qui, en ce qui concerne la littérature sur les Aphides et les Phylloxères, souligne particulièrement (p. 123) qu'il est très intéressant d'en *faire l'histoire*. Cela nous paraît d'autant moins explicable que nous avons publié nos résultats dans le « Zoologischer Anzeiger », journal bien répandu, et que Gross, si nous ne nous

A la fin du chapitre sur les Hémiptères homoptères, Gross mentionne notre seconde publication sur les *Aphididae* (1909) et, ici, il se montre aussi bref que tranchant. Après avoir dit quelques mots seulement sur nos résultats, il conclut : « Beweise für Wilson's Theorie bringt also Baehr ebenso wenig wie Morgan oder Stevens. Als *sicher konstatiert* (1) können wir nur weitgehende Chromosomenverschmelzungen anerkennen, ferner eine auffallende Variabilität im Verhalten der akzessorischen Chromosomen bei Aphiden und endlich das Auftreten von Chromatinnucleoli und event. auch von akzessorischen Chromosomen in Eiern. Es sind das Vorgänge und Tatsachen, die ich schon vor Jahren aus den Untersuchungen der Spermatogenese von *Syromastes* und *Pyrrhocoris* folgerte, ohne allerdings Glauben zu finden » (Gross, 1912, p. 129).

A notre avis, il n'y a rien de commun entre les faits décrits par Gross chez *Syromastes* (1904) et *Pyrrhocoris* (1906) et ceux qui s'observent chez *Aphis saliceti*; mais il est néanmoins dommage que l'auteur n'ait pas précisé davantage en quel point il trouve une analogie de l'*Aphis* avec le *Syromastes* et en quel autre point il le rapproche du *Pyrrhocoris*, car ces deux formes, étudiées par Gross, se comportent très différemment l'une de l'autre, en ce qui concerne les hétérochromosomes. Par conséquent, pour les points où il y a une ressemblance avec le *Syromastes*, il n'y en a probablement pas avec le *Pyrrhocoris* et vice versa. „So gross die Uebereinstimmung in den wesentlichsten Punkten der Chromatinreduktion bei *Syromastes* und *Pyrrhocoris* ist, so verschieden erwiesen sich bei beiden Formen in ihrem ganzen Verhalten die sogenannten akzessorischen Chromosomen » (Gross, 1906, p. 321).

En effet, chez le *Syromastes*, dans les spermatogonies, d'après Gross, il y a deux paires d'hétérochromosomes, deux grands, pareils aux autosomes, et deux petits. Les deux plus grands, pendant toute la période d'accroissement, restent inactifs, gardent leur état compact, sans s'accroître et ne se fendent pas longitudinalement, comme les autosomes le font, mais ils s'unissent passagèrement en un chromosome-nucleolus. A la fin de la prophase I, ils se conjuguent bout à bout, pour être, à la métaphase, séparés

trompons, était en ce temps-là collaborateur des « Zoologische Jahresberichte » et y écrivait justement les comptes rendus sur la spermatogénèse et l'ovogénèse des insectes. D'ailleurs, il nous semble qu'une lecture attentive des travaux des autres auteurs qu'il cite, aurait dû prémunir Gross contre cette omission.

(1) C'est nous-même qui soulignons ces mots.

et distribués entre les cellules-filles. Pendant la II[e] cinèse, ils se divisent transversalement. Ainsi, chaque spermatide reçoit une moitié transversale de ce chromosome spécifique.

Les deux petits hétérochromosomes, au contraire, se comportent, pendant la période d'accroissement, commes les autosomes et forment une toute petite tétrade, qui, à la I[e] cinèse de maturation, se divise en deux dyades. A la II[e] mitose, la petite dyade passe indivise dans une des spermatides et, à cause de cela, elle reprend de nouveau la grandeur des autosomes. — De ces observations, Gross conclut que, chez *Syromastes*, dans les spermatogonies, il y a deux paires d'hétérochromosomes, qui, au cours des générations mâles successives, pendant la période de maturation, accomplissent alternativement, chaque fois une étape seulement de leur fonctionnement, c'est-à-dire que, dans une génération donnée, ils se divisent transversalement à la II[e] cinèse, tandis que, dans la génération suivante, ils subissent une division longitudinale à la I[e] cinèse de maturation.

Chez *Pyrrhocoris*, au contraire, il y a seulement une paire d'hétérochromosomes qui, déjà dans les spermatogonies, cessent de prendre part à la formation du réseau et restent inactifs, sous forme de deux chromosomes-nucleoli. A la prophase I de maturation, les hétérochromosomes forment un chromosome-nucleolus [1]. La bivalence de ce chromosome-nucleolus, qui se trahit par une certaine bipartition, est surtout évidente au moment de la mise au fuseau. Dans la I[e] cinèse, les deux composants de ce nucléole se divisent transversalement. Dans la II[e] cinèse, demeurant toujours unis, ils passent indivis dans une seule des spermatides-sœurs.

D'après Gross, chez *Syromastes* et *Pyrrhocoris*, le nombre de chromosomes, dans les deux sexes, est le même et les spermatozoïdes qui ne reçoivent pas les hétérochromosomes ne peuvent pas fonctionner. Il généralise ces conclusions pour tous les insectes et prétend que, là où on a trouvé chez le mâle un hétérochromosome impair, on a mal compté; ou bien qu'il est indispensable d'admettre que l'hétérochromosome est bivalent

[1] Il faut remarquer que d'après la description et les figures (p. ex. fig. 64) de Gross, en 1906, les hétérochromosomes, en formant le « Chromatin-nucleolus », sont accolés latéralement et, dans cet état, se divisent transversalement à la I[e] cinèse. Mais maintenant (1912, p. 108), répondant à Wilson, qui, comme on le sait, a trouvé, dans la spermatogénèse de cette forme, un hétérochromosome impair, Gross explique l'aspect de l'hétérochromosome, au début de la I[e] prophase, photographié par Wilson (1909 *b*), comme résultant de l'union de deux chromosomes bout à bout. Gross n'explique pas comment, à son avis, s'accomplit ce changement dans la position d'un des composants envers l'autre.

et résulte de l'union de ces deux mêmes chromosomes qui, dans la femelle, restent séparés.

Chez l'*Aphis saliceti*, dans les noyaux diploïdiques femelles, tous les six chromosomes sont presque d'égale dimension ; par conséquent, si nous admettions les raisonnements de Gross, nous devrions trouver, dans les cellules mâles, le même nombre 6 ou bien quatre chromosomes univalents et un bivalent (l'hétérochromosome). Dans le dernier cas, si la fusion des deux chromosomes s'est accomplie bout à bout, le chromosome bivalent devrait être deux fois plus long que les autres. Si, au contraire, deux chromosomes se sont fusionnés latéralement, l'hétérochromosome devrait être deux fois plus épais. Mais, en réalité, rien de pareil ne se vérifie. Dans les spermatogonies et dans les cellules somatiques mâles, nous trouvons toujours cinq chromosomes, tous presque *de même taille*. — De plus, si nous admettions que, pour former l'hétérochromosome, une conjugaison bout à bout a eu lieu, comme Gross le décrit pour *Syromastes*, alors, étant donné que l'hétérochromosome, pendant la maturation, se divise seulement une fois et cela dans la direction *longitudinale* [1], il en résulterait que les spermatozoïdes qui fonctionnent ne devraient pas avoir trois chromosomes, mais quatre (deux simples et un bivalent), et par conséquent l'œuf fécondé en contiendrait non pas six, mais *sept ;* cette augmentation du nombre des chromosomes se reproduisant à chaque fécondation, où en serait maintenant ce nombre dans l'*Aphis?*

Si Gross avait fait, en étudiant nos dessins, cette petite considération, il aurait dû être un peu plus réservé dans son affirmation, que, chez les Aphides, il n'y a pas de différence dans le nombre de chromosomes, pour les deux sexes, et que chez le mâle, l'hétérochromosome est certainement bivalent. Cependant il écrit : « Wie kommt nun aber die Zahlendifferenz in männlichen und weiblichen Somazellen zustande, die in vielen Fällen, z. B. bei den Aphiden und Phylloxeriden, doch tatsächlich vorhanden zu sein scheint? Einfach durch die den akzessorischen Chromosomen eigentümliche Tendenz zur Verschmelzung. Wie ich oben für *Pyrrhocoris* und zahlreiche andere Insecten nachgewiesen habe, verschmelzen sie nicht nur in den Spermatogonien. Gehen wir nun einen Schritt weiter und nehmen

[1] La thèse générale de Gross (1912, p. 145) que l'hétérochromosome ne peut pas se diviser longitudinalement, mais seulement transversalement, est naturellement fausse, à notre avis, même à un point de vue théorique.

an, dass diese Verschmelzung, diese scheinbare Reduzierung eines Chromosomenpaares schon auf viel früheren Entwicklungsstadien beginnen kann, so erklärt es sich leicht, dass die Zellen männlicher Tiere in gewissen Fällen scheinbar ein Chromosom weniger enthalten als jene der Weibchen » (Gross, 1912, p. 154).

Probablement, Gross nous répliquera que, dans le plasma des cellules mâles, il y a un mécanisme qui veille non seulement à ce que l'hétérochromosome bivalent ne trahisse pas, par sa structure, la présence de deux éléments, mais qu'il régularise aussi son accroissement de telle manière que sa dimension soit toujours égale à celle des univalents.

Quoique, à notre avis, on n'ait pas encore établi d'une manière tout à fait sûre, par l'étude cytologique, comment et même à quel moment, dans l'œuf mâle, le nombre des chromosomes se réduit, néanmoins nous avons, chez l'*Aphis saliceti*, dans les cinèses somatiques et dans les cinèses de maturation, tant d'indices de l'univalence de l'hétérochromosome, surtout à la prophase et à la métaphase hétérotypiques, que nous ne voyons aucun motif pour accepter un mécanisme si singulier et si précis de régulation par le plasma.

Gross insiste sur la variabilité d'allures que présenteraient les hétérochromosomes, chez les différentes espèces d'Aphides. Il est vrai que, d'après Stevens (1909*b*), chez les espèces où elle a trouvé maintenant un hétérochromosome, celui-ci se comporterait, dans la Ie cinèse, de façon très diverse, au point de vue du degré de la division transversale qui commence ici, mais généralement ne s'achève pas. Gross en conclut que cette variabilité prouve déjà assez clairement que l'hétérochromosome ne peut pas avoir de relation avec le sexe.

Il est probable que l'étirement de l'hétérochromosome par les fibrilles des pôles opposés, à la Ie cinèse, possède chez les Aphides étudiés par Stevens, la même signification que celui que nous avons constaté chez l'*Aphis saliceti* et qui, à notre avis, n'a rien à faire avec la vraie division et est un phénomène secondaire. Nous nous permettons de rappeler ce que nous avons dit à propos de l'*Aphis saliceti* dans une de nos publications précédentes : « Bekanntlich teilt sich das Heterochromosoma auch bei sehr nahe verwandten Insekten (wie z. B. *Alydus* und *Archimerus*), bei den einen *(Alydus)* in der ersten, bei den andern *(Archimerus)* in der zweiten Reifungsteilung (Wilson, 1905 *b*). Wenn nun bei *Aphis saliceti*

die Teilung des Heterochromosoma in der ersten Reifungsspindel versucht, aber erst bei der zweiten Teilung zustande gebracht wird, so könnte man geneigt sein, dies so zu erklären, dass wir hier einen Uebergang von dem einen zu dem andern Modus vor uns haben. Da aber andrerseits bei der zweiten Teilung der Spermatocyten eine *Längsspaltung* der Chromosomen erfolgt und sich bei dem Heterochromosoma bei der ersten Spermatocytenteilung der Versuch einer Spaltung in der *Querrichtung* andeutet, so kann man wohl die beiden Prozesse nicht identifizieren. Vielleicht lässt sich das Verhalten des Heterochromosoma bei der ersten Spermatocytenteilung lediglich auf mechanischen Zug an beiden Enden und nicht auf eine autonome Spaltung des Chromosomas, wie wir das im allgemeinen für die Spaltung der reifen Chromosomen annehmen müssen (Boveri) zurückzuführen » (von Baehr, 1909, p. 295).

Cette réflexion nous autorise maintenant à admettre la possibilité d'une certaine variabilité, à ce point de vue, dans les différentes espèces, et à ne pas y attribuer trop d'importance. Nous devons avouer cependant que les figures comme celles que donne Stevens (1909*b*), p. ex. pour « Green rose aphid », fig. 2, 3, et pour « Aphid from beach goldenrod », fig. 26, où les deux moitiés transversales de l'hétérochromosome paraissent, à l'anaphase, tout à fait séparées l'une de l'autre, ne s'accordent pas bien avec notre point de vue et ne peuvent s'expliquer que comme des phénomènes pathologiques ou artificiels. Stevens n'a d'ailleurs pas pu établir, chez les espèces mentionnées, le nombre somatique mâle de chromosomes; par conséquent, en tenant compte de ses figures, on peut dire qu'il n'est pas impossible, — quoique cependant cela nous paraisse peu probable, — que les relations chromosomiques soient, dans les objets étudiés par Stevens, autres que chez l'*Aphis saliceti*.

Il y a encore un point sur lequel il faut nous arrêter un moment.

Gross se plaint (p. 153) que les cytologistes ne rendent pas justice à sa thèse de 1904, énonçant que, chez les insectes, les spermatozoïdes dépourvus de l'hétérochromosome ne peuvent pas participer à la fécondation; cependant, ajoute Gross, les travaux récents montrent qu'il avait raison. Gross cite à ce sujet, en premier lieu, les travaux sur les Aphides.

La parthénogénèse chez les insectes est un phénomène secondaire et nous devons naturellement dire la même chose de la dégénérescence des spermatozoïdes dépourvus d'hétérochromosome, dans la spermatogénèse des Aphides.

Rien ne nous autorise à généraliser l'existence de ce phénomène secondaire. Chez les formes où deux classes de spermatozoïdes (avec ou sans l'hétérochromosome) se développent également bien, sans aucun indice de dégénérescence, et où, d'autre part, les embryons mâles et femelles proviennent, les uns et les autres, d'œufs fécondés (presque en même nombre) et montrent dans leur constitution nucléaire des différences constantes, — en relations précisément avec les deux classes de spermatozoïdes, — chez ces formes, disons-nous, rien ne permet de penser qu'une moitié des spermatozoïdes doive rester sans fonction, ni que la constitution nucléaire caractéristique de l'individu mâle soit uniquement le résultat d'une influence qu'exerceraient, sur les chromosomes, certains facteurs extra-nucléaires — dont d'ailleurs GROSS ne précise pas la nature.

Le fait que, chez les Aphides, les spermatozoïdes dépourvus d'hétérochromosome, dégénèrent et que les œufs fécondés ne donnent que des femelles, parle d'une manière évidente en faveur des hypothèses de WILSON et, à notre avis, ne peut en aucune façon servir d'appui à l'audacieuse affirmation de GROSS citée plus haut.

GROSS pense que la principale propriété des hétérochromosomes est leur inactivité. Il est prêt à voir, dans ces éléments, des chromosomes dégénérés, qui ont quelque chose du caractère des organes rudimentaires et sont en train de disparaître. Un auteur qui admet pareille manière de voir, devrait, semble-t-il, s'attendre à ce que les spermatozoïdes qui sont libérés de ce poids mort de chromatine dégénérée, qui ne sont donc pas forcés de traîner avec eux cet élément sénile, fussent au contraire plus actifs et plus capables de fonctionner que les autres. Malgré cela, l'interprétation de GROSS exige d'admettre que l'élimination de ce chromosome encombrant devient funeste pour les spermatozoïdes au point de les rendre absolument incapables de fonctionner.

Encore un mot. GROSS dans le chapitre « *Orthoptera* », p. 130, affirme que, d'après nos recherches (1907) chez *Bacillus rossii*, l'hétérochromosome, dans la spermatogénèse, se divise pendant la I[e] mitose de maturation et reste indivis pendant la seconde. Plus loin (p. 131), voulant démontrer que, dans les *Orthoptera* aussi, l'hétérochromosome, chez le mâle, est seulement en apparence impair, mais que *de facto* il y en a toujours une paire, GROSS indique, entre autres, que, d'après nous, chez *Bacillus*, l'hétérochromosome est bipartite. — Cela ne correspond pas à notre description,

car, comme on le sait, nous n'avons étudié, chez *Bacillus*, les phénomènes de maturation que dans les œufs parthénogénétiques et nous n'avons même jamais vu de mâle de cette espèce.

Les hypothèses qui mettent les différentes constitutions nucléaires des gamètes en relation avec le sexe ne prétendent nullement avoir déjà complètement résolu le problème du sexe; comme tout ce qui est encore en évolution, elles peuvent être approfondies et modifiées au fur et à mesure que se présentent de nouveaux faits favorables ou de nouvelles difficultés. WILSON lui-même, dans un de ses premiers mémoires sur la question (1906), a indiqué, pour les mêmes faits cytologiques, la plausibilité de trois interprétations différentes, aussi prudentes qu'ingénieuses et, jusqu'à présent (1909*a*, 1910, 1911), il ne cesse pas de rappeler qu'il faut strictement distinguer les faits mêmes de leurs différentes explications théoriques. C'est donc bien enfoncer une porte ouverte que de révéler, dans cette jeune branche de la cytologie qui s'occupe du sexe, des lacunes et des difficultés et que certaines spéculations faites au début ne se sont pas confirmées plus tard.

Pour exprimer brièvement notre avis, nous dirons que nous ne voyons jusqu'à présent aucun obstacle sérieux à admettre que c'est la chromatine qui joue le rôle *principal* dans la différenciation du sexe. Dans les formes qui ne montrent que des générations sexuelles, c'est la fécondation qui établit les conditions chromatiques mâles ou femelles. Dans les formes à générations parthénogénétiques, l'œuf parthénogénétique lui-même (ou bien une cellule génitale antérieure) est seul responsable du sexe futur; aussi dispose-t-il d'un mécanisme adaptatif, créé *secondairement*, pour établir les combinaisons chromosomiques nécessaires à former un mâle ou une femelle.

Les cas les plus difficiles sont ceux des œufs parthénogénétiques qui subissent deux cinèses de maturation et donnent ensuite des femelles. C'est ce qui se réalise dans le *Bacillus rossii*. L'intérêt spécial de ce dernier objet réside en ce que les chromosomes diacinétiques possèdent, au moment où ils se mettent au fuseau, une constitution de tétrades et que, d'autre part, les globules polaires issus des deux cinèses de maturation sont voués à disparaitre. Nos études de 1907 sur le *Bacillus* sont demeurées incomplètes. Nous sommes actuellement occupé à les étendre, dans le but de trouver comment se comportent les chromosomes au cours de l'évolution

et surtout à la prophase I. Nous croyons pouvoir dire dès maintenant que, contrairement à ce que Henking (1892) et Petrunkewitsch (1901) ont admis pour d'autres objets, on trouve chez *Bacillus rossii* le même nombre de chromosomes (20) dans les plaques équatoriales des cinèses de maturation, dans les cellules de segmentation et dans les oogonies. Ce n'est que dans des cellules nourricières ou folliculaires que l'on trouve un nombre différent. D'après les travaux récents de Doncaster (1906, 1907) et de Schleip (1909), les œufs parthénogénétiques femelles, malgré la réalisation de deux cinèses de maturation, ne montreraient pas de réduction chromosomique; seulement ces recherches ne nous paraissent pas définitives.

LITTÉRATURE.

1907 *Baehr (von), W. B.* : Ueber die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 24.

1908 » : Ueber die Bildung der Sexualzellen bei *Aphididae*; Zool. Anz., vol. 33.

1909 » : Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse; Arch. f. Zellforsch., vol. 3.

1910 » : Formation des cellules-sexuelles et détermination du sexe chez les *Aphididae* (en russe). St.-Petersbourg.

1904 *a* *Berghs, J.* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium*; La Cellule, vol. 21.

1904 *b* » : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum*; La Cellule, vol. 21.

1911 *Bonnet, J.* : Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes; Arch. f. Zellforsch., vol. 7

1906 *Bonnevie, K.* : Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*; Jen. Zeitsch., voi 41.

1908 » : Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter nach Untersuchungen an *Nereis limbata, Thalassema mellita* und *Cerebratulus lacteus*; Arch. f Zellforsch., vol. 2.

1907 *Boring, A. M.* : A Study of the Spermatogenesis of twenty-two Species of the *Membracidae, Jassidae, Cercopidae* and *Fulgoridae;* Journ. Exp. Zool., vol. 4.

1887 *Boveri, Th.* : Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala;* Sitz. Ber. d. Gesel. f. Morph. u. Phys., München, vol. 3.

1888 » : Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala.* Jena.

1890 » : Zellenstudien. III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.

1900 » : Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.

1904 » : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

1905 » : Zellenstudien. V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.

1907 » : Zellenstudien. VI. Die Entwicklung dispermer Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jena.

1909 » : Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität; Arch. f. Zellforsch., vol. 3.

1909 *Clemens-Müller* : Ueber karyokinetische Bilder in der Wurzelspitzen von *Yucca;* Jahrb. f. wiss. Bot., vol. 47.

1893 *Brauer, A.* : Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala;* Arch. f. micr. Anat., vol. 42.

1909 *Brunelli, G.* : La spermatogenesi del *Gryllus desertus;* Mem. R. Acc. Lincei, vol. 7.

1910 » : La spermatogenesi della *Tryxalis;* Mem. Soc. ital. Sc., vol. 16.

1909 *Buchner, P* : Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion; Arch. f. Zellforsch., vol. 3.

1908 *Davis, H. S.* : Spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae;* Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll., vol. 53.

1910*a* *Dehorne, A.* : La division longitudinale des chromosomes dans les spermatogonies de *Sabellaria spinulosa;* Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, vol. 150.

1910*b* *Dehorne, A.* : Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et chez les larves parthénogénétiques des Grenouilles; Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, vol. 150.

1910*c* » : La valeur des anses pachytènes et le mécanisme de la réduction chez *Sabellaria spinulosa*; Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, vol. 150.

1910*d* » : Nouvelle interprétation de la réduction dans le *Zoogonus mirus*; Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, vol. 151.

1910*e* » : Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescent; Compt. Rend. de l'Acad. de Sc. Paris, vol. 151.

1910*f* » : Le mécanisme de la réduction numérique dans la spermatogénèse de l'*Ophryotrocha puerilis*; Zool. Anz., vol. 36.

1911 » : Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* et *Allium cepa*; Archiv f. Zellforsch., vol. 6.

1911 » : Recherches sur la division de la cellule. II. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes; Arch. de Zool. exp. et générale, vol. 9.

1906 *Doncaster, L.* : On the Maturation of the Unfertilized Egg and the Fate of the Polar Bodies in *Tenthredinidae*; Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 49.

1907 » : Gametogenesis and Fertilization in *Nematus ribesii*; Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 51.

1908 *Duesberg, J.* : Les divisions des spermatocytes chez le Rat; Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1909 » : Note complémentaire sur la spermatogénèse du Rat; Arch. f. Zellforsch., vol. 3.

1905 *Farmer, J. B., a. Moore, J. E.* : New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants; Proc. Roy. Soc., vol. 72.

1905 » : On the Maiotic Phase (Reduction Division) in Animals and Plants; Quart Journ. Mic. Sc., vol. 48.

1907 *Fick, R.* : Vererbungsfragen. Reductions- und Chromosomenhypothesen. Bastard-regeln; Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., vol. 16, 1906.

1908 *Fick, R.* : Zur Konjugation der Chromosomen; Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1909 *Gerard, P.* : Recherches sur la spermatogénèse chez *Stenobothrus biguttulus;* Arch. de Biol., vol. 24, 1908.

1905 *Goldschmidt, R.* : Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 21.

1906 » : Compte-rendu dans Zool. Centralblatt, vol. 13, p. 346.

1908 » : Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen?; Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1910 » : Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. Accessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung; Arch. f. Zellforsch., vol. 6.

1904 *Grégoire, V.* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, vol. 21.

1905 » : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes; La Cellule, vol. 22.

1906 » : La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*); La Cellule, vol. 23.

1907 » : La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux; La Cellule, vol. 24.

1910 » : Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique; La Cellule, vol. 26.

1906 *Grégoire, V., et Deton, W.* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis;* La Cellule, vol. 23.

1903 *Grégoire, V., et Wygaerts* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La Cellule, vol. 21.

1904 *Gross, I.* : Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus;* Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 20.

1906 » : Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus;* Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 23.

1912 » : Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insecten; Zool. Jahrb., Allgem. Zool. Phys., vol. 32.

1909 *Gutherz, L.* : Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von *Gryllus domesticus;* Sitz.-Ber. d. Gesell. naturfor. Freunde, Berlin.

1907 *Häcker, V.* : Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger; Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., vol. 1.

1910 » : Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung; Zeitsch. f. induk. Abstam.- u. Vererbungslehre, vol. 3.

1911 » : Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.

1891 *Henking, H.* : Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung und Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus;* Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 51.

1892 » : Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in Eiern der Insecten. III. Specielles und Allgemeines; Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 54.

1890 *Hertwig, O.* : Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen; Arch. f. mikr. Anat., vol. 36.

1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, vol. 19.

1905 » : L'évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus;* La Cellule, vol. 21.

1908 *Janssens, F. A., et Willems, J.* : Spermatogénèse dans les Batraciens. IV. La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans;* La Cellule, vol. 25.

1895 *Korschelt, E.* : Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*; Zeitsch. f. wiss. Zool., vol. 60.

1900 *Mc Clung, C. E.* : The Spermatocyte Divisions of the *Acrididae;* Kansas Univ. Quart., vol. 9.

1902*a* » : The Accessory Chromosome — Sex-Determinant?; Biol. Bull., vol. 3.

1902*b* » : The Spermatocyte Divisions of the *Locustidae;* Kansas Univ. Sc. Bull., vol. 1.

1905 » : The Chromosome Complex of Orthopteran Spermatocytes; Biol. Bull., vol. 9.

1903 *Meves F.* : Ueber Richtungskörperbildung im Hoden von Hymenopteren; Anat. Anz., vol. 24.

1907 » : Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene; Arch. f. mikr. Anat., vol. 72.

1908 » : Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen!; Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1911 *Meves, F.* : Chromosomenlängen bei *Salamandra* nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen; Arch. f. mikr. Anat., vol. 77.

1905 *Miyake, K.* : Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen; Jahrb. f. wiss. Bot., vol. 42.

1900 *Montgomery, T. H.* : The Spermatogenesis of *Peripatus (Peripatopsis) balfouri* up to the Formation of the Spermatid; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 14.

1901 » : A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa; Trans. Amer. Phil. Soc., vol. 20.

1904 » : Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells; Biol. Bull., vol. 6.

1905 » : The Spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes; Proc. of Acad. of Nat. Sc. Philadelphia, vol. 57.

1906 » : Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera; Trans. Amer. Phil. Soc., vol. 21.

1911 » : The Spermatogenesis of an Hemipteron, *Euschistus*; Journ. of Morphol., vol. 22.

1908 *Morgan, T. H.* : The Production of two kinds of Spermatozoa in Phylloxerans. Functional « Female Producing » and Rudimentary Spermatozoa; Proc. Soc. f. Exper. Biol. a. Med., vol. 5.

1909*a* » : Sex-Determination and Parthenogenesis in Phylloxerans and Aphids; Science, Nr. 736.

1909*b* » : A Biological and Cytological Study of Sex-Determination in Phylloxerans and Aphids; Journ. Exper. Zool., vol. 7.

1910 *Morill, Ch. V.* : The Chromosomes in the Oogenesis, Fertilization and Cleavage of Coreid Hemiptera; Biol. Bull., vol. 19.

1907 *Otte, H.* : Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta viridissima*; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 24.

1899 *Paulmier, F. C.* : The Spermatogenesis of *Anasa tristis*; Journ. of Morphol., vol. 15.

1901 *Petrunkewitsch, A.* : Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 14.

1885 *Rabl, C.* : Ueber Zellteilung; Morph. Jahrb., vol. 10.
1889 » : Ueber Zellteilung; Anat. Anz., vol. 4.
1906 » : Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig.
1909 *Schleip, W.* : Die Reifung des Eies von *Rhodites rosæ* und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung; Zool. Anz., vol. 35.
1902 *Schockaert, R.* : L'ovogénèse chez le *Thysanozoon brocchi*. II; La Cellule, vol. 20.
1904 *Schreiner, A. u. K. E.* : Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion; Anat. Anz., vol. 24.
1905 » : Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*; Arch. de Biol., vol. 21, 1904.
1906 » : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis;* Arch. de Biol., vol. 22, 1905.
1906 » : Neue Studien über Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis;* Anat. Anz., vol. 29.
1908 *a* » : Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen?; Videnskabs-Selskabets Skrifter.
1905 *a* *Stevens, N. M.* : Study of the Germ Cells of *Aphis rosæ* and *Aphis œnotheræ;* Journ. Exper. Zool., vol. 2.
1905 *b* » : Studies in Spermatogenesis; Carnegie Inst., Washington.
1906 *a* » : Studies in the Germ Cells of Aphids; Carnegie Inst., Washington.
1906 *b* » : Studies in Spermatogenesis, Part II; Carnegie Inst., Washington.
1908 *a* » : A Study of the Germ Cells of Certain *Diptera*, with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis; Journ. Exper. Zool., vol. 5.
1908 *b* » : The Chromosomes in *Diabotrica vitata, Diabotrica soror* and *Diabotrica* 12-*punctata;* Journ. Exper. Zool., vol. 5.

1909 *a* *Stevens, N. M.* : Further Studies on the Chromosomes of the *Coleoptera;* Journ. Exper. Zool., vol. 6.

1909 *b* » : An Unpaired Heterochromosome in the Aphids; Journ. Exper. Zool., vol. 6.

1910 *a* » : The Chromosomes in the Germ Cells of *Culex;* Journ. Exper. Zool., vol. 8.

1910 *b* » : An Unequal Pair of Heterochromosomes in *Forficula;* Journ. Exper. Zool., vol. 8.

1910 *c* » : A Note on the Reduction in the maturation of Male Eggs in *Aphis;* Biol. Bull., vol. 18.

1905 *Strasburger, E.* : Typische und allotypische Kernteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., vol. 42.

1902 *Sutton, W. S.* : On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna;* Biol. Bull., vol. 4.

1808 *a* *Sykes, M. G.* : Nuclear Division in *Funkia;* Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1908 *b* » : Note on the Number of the Somatic Chromosomes in *Funkia;* Arch. f. Zellforsch., vol. 1.

1907 *Tannreuther, G. W.* : History of the Germ Cells and Early Embryology of certain Aphids; Zool. Jahrb., Anat. Ontog., vol. 24.

1907 *Vejdovsky, F.* : Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung; König.-böhm. Gesellsch. d. Wiss., Prag.

1907 *Wassilieff, A.* : Die Spermatogenese von *Blatta germanica;* Arch. f. mikr. Anat., vol. 70.

1905 *a* *Wilson, E. B.* : Studies on Chromosomes. I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera; Journ. Exper. Zool., vol. 2.

1905 *b* » : Studies on Chromosomes. II. The Paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera; Journ. Exper. Zool., vol. 2.

1906 » : Studies on Chromosomes. III. The Sexual Differences of the Chromosome Groups in Hemiptera, with some Considerations on the Determination and Inheritance of Sex; Journ. Exper. Zool., vol. 3.

1909 *a* *Wilson, E. B.* : Recent Researches on the Determination and Heredity of Sex; Science, N. S., vol. 29.

1909 *b* » : Studies on Chromosomes. IV. The « Accessory » Chromosome in *Syromastes* and *Pyr-*

rhocoris with a Comparative Review of the Types of Sexual Differences of the Chromosome Groups; Journ. Exper. Zool., vol. 6.

1909*c* *Wilson, E. B.* : Studies on Chromosomes. V. The Chromosomes of *Metapodius*. A Contribution to the Hypothesis of the Genetic Continuity of Chromosomes; Journ. Exper. Zool., vol. 6.

1910 » : The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex; Science Progr., vol. 4, Nr. 16.

1911 » : The Sex Chromosomes; Arch. f. mikr. Anat., vol. 77.

1901 *Winiwarter (von), H.* : Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme); Arch. de Biol., vol. 17.

1909 *Winiwarter (von) et Sainmont, G.* : Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat). Arch. de Biol., vol. 24.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes les figures ont été dessinées au moyen de l'appareil Abbe. *Le grossissement équivaut à 2570 : 1* (Zeiss *apochr. d. f. 2 mm., ap. num 1,30 ou 1,40, oc. comp. 12*).

PLANCHE I.

Fig. 1-66. Aphis saliceti.

FIG. **1.** Spermatogonie au repos, prise dans un cyste contenant encore peu de cellules. *Chrk*, « Chromatischer Körper ». Fix. liquide de Hermann ; col. safranine-vert lumière.

FIG. **2.** Spermatogonie au repos, prise dans un cyste contenant déjà de nombreuses cellules. Subl. ac. Safr.-vert lum.

FIG. **3-5.** Spermatogonies en prophase. Herm. Safr.-vert lum.

FIG. **6-8.** Spermatogonies en prophase. Flem. Hématoxyline ferrique.

FIG. **9, 10.** Plaques équatoriales de la division spermatogoniale. Vue polaire. Herm. Safr.-vert lum.

FIG. **11-13.** Métaphase d'une division spermatogoniale. Vue de face. Herm. Safr.-vert lum.

FIG. **14.** Les deux plaques anaphasiques-sœurs d'une même division spermatogoniale. Vue polaire. Herm. Safr.-vert lum.

FIG. **15.** Anaphase d'une division spermatogoniale. Vue de face. Herm. Safr.-vert lum.

FIG. **16, 17.** Spermatocytes de I[er] ordre, entrant dans la période d'accroissement. Réseau fortement décoloré. Flem. Hém. ferr.

FIG. **18. 19.** Spermatocytes de I[er] ordre. Début de la prophase hétérotypique. Flem. Hém. ferr.

FIG. **20-45**. Spermatocytes I. Formation graduelle des deux gemini et du chromosome simple (hétérochromosome). FIG. **20-38**, **40**. **41**, **43-45**, FLEM. Hém. ferr. FIG. **39**, HERM. Safr.-vert lum. FIG. **42**. FLEM. Safr.-vert lum.

FIG. **46**, **47**. Spermatocytes I. Chromosomes définitifs (gemini et hétérochromosome). FLEM. Hém. ferr.

FIG. **48**. Première cinèse de maturation. Métaphase. Vue de face. HERM. Safr.-vert lum.

FIG. **49**. Spermatocyte I lésé par le rasoir. Métaphase. FLEM. Safr.-vert lum.

FIG. **50**, **51**. Première cinèse de maturation. Métaphase. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **52-54**. Première cinèse de maturation. Anaphase. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **55**. Première cinèse de maturation. Télophase. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **56**. Première cinèse de maturation. Anaphase. L'hétérochromosome montre une fente longitudinale. Subl. ac. Safr.-vert lum.

FIG. **57-61**. Télophase de la première cinèse de maturation. Les chromosomes montrent une fente longitudinale. BOUIN. Hém. ferr.

FIG. **62**, **63**. Intercinèse. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **64**, **65**. Spermatocytes II. Prophase. Subl. ac. Hém. ferr.

FIG. **66**. Spermatocyte II. Prophase. FLEM. Hém. ferr

PLANCHE II.

Fig. 67-108. Aphis saliceti.

FIG. **67**, **68**. Spermatocytes II. Prophase. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **69**, **70**. Spermatocytes II. Prophase. Subl. ac. Hém. ferr.

FIG. **71**, **72**. Spermatocytes II. Prophase. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **73-78**. Spermatocytes II. Prophase avancée Chromosomes clivés. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **79**. Grand spermatocyte II. Plaque équatoriale. Vue polaire. FLEM. Hém. ferr.

FIG. **80**. Grand spermatocyte II. Plaque équatoriale. Vue de face. HERM. Safr.-vert lum.

FIG. **81**, **82**. Grands spermatocytes II. Anaphase de la seconde cinèse. Vue de face. Subl. ac. Hém. ferr.

FIG. **83**. Grand spermatocyte II. Anaphase de la seconde cinèse. Vue polaire. FLEM. Safr.-vert lum.

FIG. **84**, **85**. Grands spermatocytes II. Télophase de la seconde cinèse. Subl. ac. Hém. ferr.

FIG. **86**. Spermatide. Noyau au repos. *Nk*, « Nebenkern ». FLEM. Hém. ferr.

FIG. **87-90**. Transformation des spermatides en spermatozoïdes. FIG. **87**, **88**, **90**, Subl. ac. Hém. ferr., FIG. **89**, FLEM. Hém. ferr.

FIG. **91**. Petit spermatocyte II. Prophase de la seconde cinèse de maturation. HERM. Hém. ferr.

FIG. **92**. Petit spermatocyte II dégénéré. HERM. Safr.-vert lum.

FIG. **93**. Cellule somatique d'un embryon mâle. Plaque équatoriale. Vue polaire. HERM. Safr.-vert lum.

FIG. **94**. Noyau d'un blastomère d'embryon femelle. Prophase. HERM. Hém. ferr.

FIG. **95**. Blastomère d'un embryon femelle au début de la segmentation. Prophase. HERM. Hém. ferr.

FIG. **96**. Blastomère d'un embryon femelle. Prophase avancée. HERM. Hém. ferr.

FIG. **97**. Cellule somatique d'un embryon femelle. Prophase avancée. HERM. Safr.-vert lum.

FIG. **98**. Cellule de segmentation (♀). Métaphase. Vue de face. HERM. Hém. ferr.

FIG. **99***a*, **99***b*. Première division de segmentation (♀). Métaphase. Vue de face. HERM. Hém. ferr.

FIG. **100-103**. Cellules de segmentation. Métaphase-Anaphase. Vue de face. HERM. Hém. ferr.

FIG. **104-107**. Cellules de segmentation (♀). Plaques équatoriales. Vue polaire. FIG. **104**, **106**, **107**, HERM. Hém. ferr. FIG. **105**, FLEM. Hém. ferr.

FIG. **108**. Cellule somatique d'un embryon femelle. Plaque équatoriale. Vue polaire. HERM. Safr.-vert lum.

Fig. 109-111. Pemphigus piriformis.

FIG. **109**. Noyau d'un oocyte dans la chambre terminale. FLEM. Safr.-vert lum.

FIG. **110**. Oeuf parthénogénétique; plaque équatoriale de la division de maturation. Vue polaire. FLEM. Safr.-vert lum.

FIG. **111**. Cellule de segmentation (♀). Plaque équatoriale. Vue polaire. FLEM. Safr.-vert lum.

Planche I.

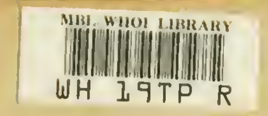


W. B. von Baehr ad nat. del. Imp. Giele, Louvain. J Singelée lith Brux.

Planche II



W. B. von Baehr ad nat. del. Imp. Giele, Louvain. J. Singelée lith. Brux.




1966

